Untersuchung über die Flexorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säugetiere.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen

medizinischen Fakultät der Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg

vorgelegt von

Erna Glaesmer.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1908.

Gedruckt mit Genehmigung der medizinischen Fakultät der Universität Heidelberg.

Dekan:
Geh. Rat Prof. Dr. v. KREHL.

Referent:
Geh. Hofrat Prof. Dr. FÜRBRINGER.

1908.

Sonderabdruck aus »Morpholog. Jahrbuch«. Bd. XXXVIII. Heft 1/2.

Einleitung.

Eine vergleichende Anatomie ist nur bei zweifellos bewiesenen Homologien möglich. In den zahlreichen, über die Muskulatur der unteren Extremität der Säugetiere erschienenen Arbeiten herrscht aber in bezug auf manche Muskeln (so namentlich den lateralen Gastrocnemius, Soleus und Plantaris, den Flexor tibialis, Tibialis posticus und Flexor digitorum brevis) eine so verschiedene Auffassung, daß auf Grund der vorhandenen Literatur an vergleichend-anatomische Studien nicht zu denken ist.

Da wir in letzter Linie jeden Vergleich auf das bestuntersuchte Tier, nämlich *Homo* zurückbeziehen, die Schwierigkeit eines Vergleichs aber mit der Entfernung der verwandtschaftlichen Beziehungen wächst, so ist es wohl begreiflich, daß wir ganz besonders viel differente Muskelbestimmungen innerhalb der *Monotremen-* und *Marsupialia*-Gruppe finden. Wie schwierig die Bestimmung der Muskeln unter Umständen sein kann, beweisen vielleicht folgende Beispiele: Nach Meckel fehlt bei *Ornithorhynchus* der Flexor digitorum brevis, nach F. E. Schulze entspringt er von der Unterfläche des langen Zehenbeugers und vom Calcaneus; bei *Echidna* inseriert der Flexor tibialis nach Dobson an der ersten Zehe, nach Westling ist er gar nicht vorhanden; den Muskel, welchen Meckel und Owen bei *Ornithorhynchus* als Soleus beschreiben, nennen Miwart und Westling bei *Echidna* Tibialis posticus; was Manners

Smith bei *Ornithorhynchus* als lateralen Gastrocnemius bezeichnet, ist bei *Echidna* nach Miwart und Westling ein Soleus usw.

Wenn ich trotzdem den Mut fand, das von so vielen Seiten in Angriff genommene Gebiet einer neuerlichen Bearbeitung zu unterziehen, so lag das daran, daß ich mir von einer einheitlichen, Tiere der verschiedensten Säugergruppen umfassenden Untersuchung eine bessere Übersicht versprach, als man sie durch Präparation einzelner Tiergruppen erlangen kann. Dabei habe ich die Tiere, welche infolge ihres genetischen Zusammenhangs am ehesten eine stufenweise Entwicklung der Muskeln erwarten ließen, bevorzugt und solche, welche nach unsrer bisherigen Kenntnis ihres Baues sekundäre Modifikationen zeigten, wie *Glires*, *Ungulaten*, *Carnivoren*, außeracht gelassen. Ich habe untersucht:

1) Monotremen (mehrere Exemplare von *Ornithorhynchus anatinus* und *Echidna aculeata*).

2) Marsupialia:
   a. Didelphyidae (*Didelphys cancrivora*),
   b. Dasyuridae (*Dasyurus hallucatus*),
   c. Phalangeridae (*Trichosurus vulpecula*).

3) Insectivoren:
   a. Talpidae (*Talpa europaea*),
   b. Erinaceidae (*Erinaceus europaeus*).

Edentaten:

4) Xenarthra:
   a. Myrmecophagidae (*Myrmecophaga jubata*),
   b. Dasypodidae (*Dasypus sexcinctus*, *Tolypeutes tricinctus*, *Chlamydophorus truncatus*).

5) Tubulidentata (*Orycteropus aethiopicus*).

6) Prosimiae:
   a. Lemurinae (*Lemur rufifrons*, *Lemur macaco*, *Stenops tardigradus*),
   b. Galaginae (*Galago galago*),
   c. Lorisinae (*Perodicticus Potto*).

7) Simiae:
   a. Platyrrhinae:
      α. Hapalidae (*Hapale penicillata*),
      β. Cebidae (*Cebus of monachus*, *Ateles variegatus*).

b. Catarrhinae:

α. Cercopithecidae (*Cercopithecus petaurista, Cynocephalus doquero, Cynocephalus hamadryas, Macacus sinicus*),

β. Hylobatidae (*Hylobates leuciscus*),

γ. Anthropomorphae (*Anthropopithecus troglodytes, Simia satyrus*).

Zwar bin ich aus Zeitmangel leider nicht in der Lage, an dieser Stelle bereits meine sämtlichen Befunde mitzuteilen. In detaillierter Weise können vorläufig nur die *Monotremata* und *Marsupialia* behandelt werden; doch habe ich auch die übrigen Tiergruppen schon hier so weit in Rücksicht gezogen, als es zur Ableitung allgemeiner Gesichtspunkte notwendig erschien. Wo ich bei Bestimmung der Muskeln zweifelhaft war, zog ich es vor, ihre Identität als fraglich hinzustellen. Denn für die Ausbildung unsrer Kenntnisse ist es vorteilhafter, auf Lücken unsres Wissens hinzuweisen, als durch subjektive Ansichten den Schein der Klarheit zu erwecken.

Nicht nur im allgemeinen, sondern auch im deskriptiven Teil meiner Arbeit hielt ich es für angebracht, die Muskeln statt nach Regionen (Unterschenkel, Sohle) nach ihrer entwicklungsgeschichtlichen Zusammengehörigkeit zu behandeln. Demnach teilte ich die Muskeln in zwei Hauptgruppen:

1) Die oberflächlich vom N. tibialis gelegenen Muskeln: medialer Gastrocnemius, lateraler Gastrocnemius, Soleus, Plantaris und oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis.

2) Die in der Tiefe unter dem N. tibialis gelegenen Muskeln: Popliteus, Flexor tibialis, Flexor fibularis, tiefer Kopf des Flexor digitorum brevis, Tibialis posticus, Caro quadrata Sylvii und Lumbricales.

I. Spezieller Teil.

1. Monotremen.

Ornithorhynchus anatinus. (Taf. V Fig. 1.)

A. Muskeln.

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch drei Muskeln vertreten: den medialen, den lateralen Gastrocnemius und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α. Der mediale Gastrocnemius,

der in der ganzen Säugetierreihe durch zwei konstante Merkmale ausgezeichnet ist, nämlich den Ursprung vom medialen Epicondylus femoris und die Innervation durch einen, hoch vom Tibialisstamm isoliert abgehenden Nervenast, ist auch bei *Ornithorhynchus* ohne weiteres zu erkennen. Er deckt den Popliteus und die Muskelbäuche von Flexor tibialis und Tibialis posticus fast vollständig zu. Er entspringt mit kurzer, gedrungener Sehne vom medialen Epicondylus femoris und wird ungefähr in der Mitte des Unterschenkels wieder sehnig. Seine Endsehne vereinigt sich mit der seines lateralen Brudermuskels.

β. Der laterale Gastrocnemius,

wie der Nachbarmuskel des medialen von Meckel (1826), Owen (1842), Coues (1871), Manners Smith und Beddard (1894) gedeutet wird, ist drei- bis viermal stärker als der vorige. Er deckt den Flexor fibularis vollständig zu, entspringt muskulös von der oberen Kante des schaufelförmigen Fortsatzes der Fibula, wird ebenfalls in der Mitte des Unterschenkels sehnig und verbindet seine Sehne mit der des medialen Gastrocnemius. Die gemeinschaftliche Sehne inseriert an der Hinterseite des Tuber calcanei, wobei die Sehnenfasern des medialen Gastrocnemius lateral, die des lateralen medial am Tuber ansetzen, eine Überkreuzung, wie Parsons (1894) sie als bei allen Säugern bestehend nachgewiesen hat. Ein Übergang der Sehne in die Plantarfascie, wie er bei andern Tieren vorkommt, besteht hier nicht. Gegen die Bezeichnung »lateraler Gastrocnemius« läßt sich nichts sagen, solange wir uns dessen bewußt bleiben, daß es ein Bequemlichkeitsname ist, den wir hier anwenden, und daß wir mit diesem Namen nicht den Begriff einer unbedingten Homologie mit dem lateralen Gastrocnemius der übrigen Säuger verbinden können. Von einer solchen kann nämlich erst dann die Rede sein, wenn die beiden andern Möglichkeiten: den »lateralen Gastrocnemius« entweder als einen noch undifferenzierten, oder als einen aus dem lateralen Gastrocnemius, Soleus und Plantaris sekundär verschmolzenen Muskel aufzufassen, ausgeschlossen werden können. Daran ist aber vorläufig nicht zu denken. Die Verhältnisse sind vielmehr noch so unklar und so schwierig zu deuten, daß sogar noch entferntere liegende Möglichkeiten in Betracht gezogen worden sind. So fassen Miwart (1866) und Westling (1889) denselben Muskel bei *Echidna* als Soleus auf.

γ. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

wird durch einen kleinen Muskel repräsentiert, der gemeinschaftlich mit dem außerhalb des Bereichs meiner Untersuchungen liegenden Kleinzehenmuskel (Abductor digiti quinti?) vom Calcaneus entspringt, in der Gegend des vierten Metatarso-Phalangealgelenkes sehnig wird und unmittelbar in die Sehnenscheide, welche die tiefe Sehne der vierten Zehe umhüllt, übergeht. Er verhält sich also so, als bilde er mit seiner immer breiter werdenden Sehne schließlich eine an den Phalangenknochen festgewachsene Hülse, in der die tiefe Flexorsehne gleitet.

b. Tiefe Muskelgruppe.

α. Der Popliteus

deckt den oberen medialen Teil der Fibulaschaufel und das obere Drittel der Tibia, von deren Hinterseite er unterhalb des Gelenks nur ein kleines Dreieck frei läßt. Er entspringt von der medialen oberen Partie der Fibulaschaufel, medial vom Flexor tibialis, verläuft dann mit schwach divergierenden Fasern ab- und medialwärts und inseriert, etwas unterhalb des Gelenks beginnend, das obere Drittel der medialen Tibiakante entlang.

β. Der Flexor tibialis

ist ein schlanker Muskel, der schwächste unter den Unterschenkelmuskeln der Flexorenseite. Er liegt in einer seichten Rinne, die der Muskelbauch des Tibialis posticus bildet, entspringt muskulös von der oberen Kante der Fibulaschaufel zwischen Gastrocnemius lateralis und Popliteus, der seine mediale obere Randpartie deckt. Die feine, in der Mitte des Unterschenkels entstehende Sehne kreuzt oberhalb des medialen Malleolus die Sehne des Tibialis posticus, indem sie hinter dieselbe tritt, verläuft dann unter dem Spornknochen (Os basale von MECKEL) in die Planta, wo sie sich am medialen Fußrand zu einer Fascie ausbreitet, in die, nahe am Talo-Naviculargelenk, ein linsengroßes Sesambein eingelagert ist. MECKEL (1826), MANNERS SMITH und BEDDARD (1894) beschreiben diesen Muskel als Tibialis posticus. Wie ich zu der Bezeichnung Flexor tibialis komme, kann erst bei Besprechung der Muskeln der *Marsupialia* (sub *Dasyuridae*, S. 26) dargelegt werden.

γ. Der Flexor fibularis

ist nächst dem lateralen Gastrocnemius der mächtigste Muskel des Unterschenkels und deckt die oberen zwei Drittel der Fibula vollständig zu. Er entspringt von der unteren lateralen Partie der

Fibulaschaufel und von den oberen zwei Dritteln der medialen Fibulafläche. Die starke Sehne verläuft in der tiefen Rinne zwischen Calcaneus und Os basale Meckeli, bildet im proximalen Teil der Planta eine breite Sehnenplatte, gibt sodann fünf Einzelsehnen, (zuerst die für die fünfte Zehe) ab, welche an je einer Endphalanx inserieren. Da der N. tibialis medialis am medialen Malleolus zwischen den Sehnen von Flexor tibialis und Flexor fibularis liegt, so ist die Topographie bei *Ornithorhynchus* wie bei *Homo*. Tibiofibularwärts finden wir: Sehne des Tibialis posticus, des Flexor tibialis, Nerv, Sehne des Flexor fibularis.

δ. Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt in der Planta von der Sehne des Flexor fibularis. Ohne mit dem oberflächlichen, vom Calcaneus entspringenden Kopf des Flexor digitorum brevis in irgendwelche Verbindung zu treten (bei den meisten Tieren besteht nämlich eine solche), teilt er sich in zwei Muskelbündel, deren jedes sich zur Sehnenscheide der zweiten, bzw. dritten Zehe verhält, wie der oberflächliche, oben beschriebene Kopf zur vierten. Auf Fig. 1 Taf. V ist die Sehnenscheide der zweiten Zehe der ganzen Länge nach gespalten, so daß die vollständig glatte Innenfläche sichtbar wird.

Ich habe diesen, aus einem oberflächlichen und einem tiefen Kopf bestehenden Muskel ohne weiteres als Flexor digitorum brevis eingeführt im Hinblick auf das ganz entsprechende Verhalten des Flexor digitorum brevis bei einigen *Marsupialia*, allen *Prosimiae* und *Simiae*, bei welchen dieser Muskel sich auch aus einem vom Calcaneus und einem zweiten vom Flexor fibularis kommenden Teil zusammensetzt, beide getrennt durch den lateralen, meist auch den medialen Plantarnerven. Die Lagebeziehungen zum Nerven treten bei *Ornithorhynchus* nicht klar zutage, weil ein einheitlicher N. plantaris lateralis nicht existiert. Angedeutet aber ist die oberflächliche Lage des einen, die tiefe des andern Teils immerhin dadurch, daß der versorgende Nerv in den oberflächlichen, vom Calcaneus entspringenden Teil an dessen Innenfläche, in den tiefen, vom Flexor fibularis entspringenden von außen eintritt (Fig. 1 Taf. V). Schwierigkeiten macht ferner die Erklärung der Insertion des Muskels, d. h. der Übergang in je eine Sehnenscheide statt der für den Flexor digitorum brevis charakteristischen Spaltung der Sehne durch die Perforatussehne. Da ich aber bei den *Edentaten*, besonders auffallend bei *Myrmecophaga jubata*, einen wohlcharakterisierten Flexor

digitorum brevis mit ganz ähnlichem Verhalten gefunden habe, so zweifle ich nicht, daß es sich auch bei *Ornithorhynchus* um einen auf niedriger Entwicklungsstufe stehenden Flexor digitorum brevis handelt. Schulze (1867) und Manners Smith (1894) fassen ihn ebenfalls als Flexor digitorum brevis auf, allerdings ohne nähere Begründung. Owen (1842) erwähnt ihn nicht und Meckel (1826) sagt von der vom Flexor fibularis entspringenden Portion: »Sunt igitur musculi illi et lumbricales et flexores perforati superficiales«, während er die zwei vom Calcaneus entspringenden Muskeln (den Kleinzehenmuskel und meinen oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis) für Lumbricales, die auf den Calcaneus gewandert sind, hält. Wie er zu dieser Ansicht kommt, erklärt er nicht. Für die Auffassung dieser Muskeln als Lumbricales fehlt jeder Anhaltspunkt.

ε. Der Tibialis posticus

deckt die laterale Hälfte der Tibia, wird in seinem proximalen Abschnitt von Gastrocnemius lateralis und Flexor tibialis vollständig zugedeckt und entspringt von der unteren medialen Partie der Fibulaschaufel, von der Membrana interossea und der Fascie des Popliteus. Seine Sehne verläuft oberhalb des medialen Malleolus vor der Sehne des Flexor tibialis (siehe oben), tritt dann unter dem Spornknochen in die Planta, wo sie an Talus und Naviculare inseriert. Das ganze Verhalten des Muskels ist, von ganz geringfügigen Abweichungen abgesehen, innerhalb der Säugetierreihe ein so gleichmäßiges, daß es nicht recht verständlich erscheint, warum Meckel (1826), Owen (1842), Manners Smith und Beddard (1894) ihn bei *Ornithorhynchus* als Soleus auffassen.

ζ. Die Caro quadrata Sylvii

ist mächtig ausgebildet (auf Fig. 1 Taf. V nicht gezeichnet), entspringt von der lateralen Fläche des Tuber calcanei, verläuft dann schräg distalwärts, tritt unter die fünfte Sehne des Flexor fibularis und setzt sich sodann an der Innen-, d. h. Dorsalseite der Sehnenplatte des Flexor fibularis an. Mit dem Flexor tibialis, an den sich der Muskel bei *Homo* ansetzt, tritt er bei *Ornithorhynchus* in keine Verbindung, ein Befund, der sich aus der erst bei weiterer Entwicklung von Flexor tibialis und fibularis erfolgenden Überkreuzung und Verwachsung der Sehnen erklärt. Eine Fortsetzung von Muskelfasern nach den Teilsehnen des Flexor fibularis, wie sie bei *Homo* nach den Teilsehnen des Flexor tibialis besteht, habe ich

bei keinem Exemplar beobachtet. Innerviert wird die Caro quadrata Sylvii durch drei auffallend starke Äste des N. plantaris lateralis.

η: Lumbricales

fehlen.

B. Nerven.

Bei oberflächlicher Betrachtung fällt schon eines auf: Während der N. tibialis des Menschen und der höheren Säuger als einheitlicher Strang — von den Muskelästen selbstverständlich abgesehen — zwischen der oberflächlichen und tiefen Muskelschicht der Flexorenseite herabzieht und sich erst in der Nähe der Planta in die zwei Plantarnerven teilt, verläuft bei *Ornithorhynchus* der N. tibialis mit drei, fast gleichwertigen Strängen zur Sohle. Die Aufsplitterung oder richtiger der noch nicht erfolgte Zusammenschluß des N. tibialis ist jedenfalls ein primitives Verhalten, da ich es auch bei *Lacerta ocellata* vorgefunden habe. Auch entspricht es der durchgehenden Erfahrung, daß die Geflechte bei tieferstehenden Tieren in der Regel lockerer gewebt sind, als bei höherstehenden.

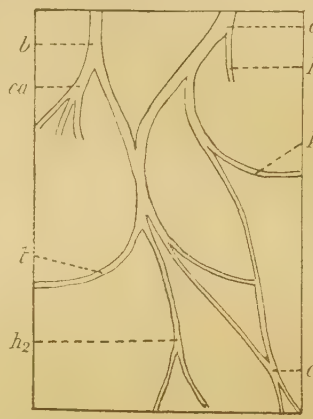
Von den drei Strängen des N. tibialis entspricht der stärkste mediale dem N. plantaris medialis, in den beiden andern Bahnen verlaufen Fasern des N. plantaris lateralis, in der lateralen außerdem Fasern des N. communicans tibialis.

Im oberen Drittel des Oberschenkels trennt sich der N. tibialis vom N. ischiadicus ab und gibt schon ungefähr in der Mitte des Oberschenkels den Strang *a* ab (Fig. 1 Taf. V), der wenige mm unterhalb seines Abganges durch ein zweites Nervenbündel verstärkt wird. Der Strang *a* verläuft an der lateralen Seite des Unterschenkels, innerhalb der Fascie abwärts und gibt am unteren Drittel desselben den N. communicans tibialis ab, d. h. einen Nerven, der sich mit einem Hautast des Peroneusgebietes (N. communicans fibularis?) vereinigt, um mit diesem die Haut an der distalen Fibulaepiphyse — ein lateraler Malleolus besteht nicht — und den lateralen Rand des Fußrückens zu versorgen. Der Rest von Strang *a* verläuft das distale Ende der Fibula entlang, betritt die Planta und versorgt hier mit einem Aste den lateralen Rand der fünften Zehe, während ein zweiter Ast unter dem Kleinzehenmuskel und dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis verschwindet, wo er einen Muskelast für den Kleinzehenmuskel und den lateralen M. contrahens abgibt und sich sodann mit Strang *b* vereinigt.

Etwas oberhalb der Fibulaschaufel geht vom Hauptstamm des

N. tibialis der Muskelast für den medialen Gastrocnemius ab, sowie in der Höhe der oberen Fibulakante ein starker Muskelast, der den Flexor tibialis, den Popliteus und den Tibialis posticus versorgt.

Der N. tibialis verläuft dann über die Ursprungsportion des Flexor tibialis hinweg und gibt an dessen lateralem Rande einen starken Muskelast für den lateralen Gastrocnemius und den Flexor fibularis, außerdem ein feines Ästchen ab, das über den Flexor fibularis lateralwärts verläuft und sich im subcutanen Bindegewebe verliert. Sofort nach Abgabe dieses Muskelastes teilt sich der N. tibialis in die beiden Hauptstränge *b* und *c*, von welchen der mediale *c* fast doppelt so stark als *b* ist. Strang *b* verläuft über den Flexor fibularis abwärts, tritt in der Planta an dessen laterale Seite und teilt sich hier in zwei Äste, deren medialer die Caro quadrata Sylvii mit drei auffallend starken Zweigen versorgt und deren lateraler unter den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis tritt, um sich dort mit dem Rest von Strang *a* zu vereinigen.



Verhalten des N. plantaris lat. in der Planta. Vgl. Fig. 1 Taf. V.
a = Strang *a*; *b* = Strang *b*; *ca* = Ast für die Caro quadrata Sylvii; *co* = Ast für Contrahens V; h_1 = Hautast für die 5. Zehe; h_2 = Hautast für die 5. und 4. Zehe; *k* = Ast für den Kleinzehenmuskel; *t* = Ast für die tiefen Muskeln.

Bald nach der Vereinigung (s. nebenstehende schematische Zeichnung) teilt sich der Nerv in drei Äste: einen Hautast h_2 für die einander zugekehrten Ränder der vierten und fünften Zehe, einen Ast *t* für die tiefen Muskeln sowie einen dritten Ast, der mit dem Contrahensaste von Strang *a* anastomosiert. Das distale Verhalten von Strang *a* und *b* beweist ohne weiteres, daß diese beiden nach Abgabe des N. communicans tibialis den N. plantaris lateralis der höheren Säuger repräsentieren.

Der Strang *c* verläuft auf dem Tibialis posticus und Flexor fibularis abwärts, tritt in der Planta auf den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, gibt ein an die zwei Muskelbündel sich verzweigendes Ästchen, sowie eines zum oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis ab und teilt sich im übrigen in mehrere Äste, welche den medialen Rand der ersten Zehe und die einander zugekehrten

Ränder der ersten, zweiten, dritten und vierten Zehe versorgen. Der Strang *c* entspricht also vollständig dem N. plantaris medialis der höheren Säuger.

Echidna aculeata.

A. Muskeln.

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird wie bei *Ornithorhynchus* durch drei Muskeln vertreten: den medialen, den lateralen Gastrocnemius und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis, den ich allerdings nur bei einem Exemplar *Echidna* vorgefunden habe.

α. Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris, wird in der Mitte des Unterschenkels sehnig, vereinigt seine Sehne aber nicht mit der seines Nachbarmuskels, wie dies bei *Ornithorhynchus* der Fall ist, sondern verläuft ganz selbständig ab- und lateralwärts und inseriert, über den Ansatz des lateralen Gastrocnemius hinwegziehend, an der lateralen Hinterseite des Tuber calcanei.

β. Der laterale Gastrocnemius

ist ebenso stark wie der mediale (bei *Ornithorhynchus* ist derselbe Muskel drei- bis viermal stärker als der mediale Gastrocnemius), entspringt von der oberen Kante der Fibulaschaufel, verläuft, ohne Beziehung zum medialen Gastrocnemius zu nehmen, mit selbständiger Sehne zum Tuber calcanei, an dessen medialer Hinterseite er, unter der Sehne des medialen Gastrocnemius, inseriert. Miwart (1866) und Westling (1889) fassen diesen Muskel als Soleus auf, wozu sie sich wahrscheinlich durch seinen Ursprung von der Fibula verleiten lassen.

Mc. Murrich (1904) klagt über die große Konfusion, die in der Deskription von Gastrocnemius und Soleus herrsche. Manchmal werde ersterer als aus einem einzigen Kopfe bestehend, manchmal letzterer als im lateralen Kopfe des Gastrocnemius steckend beschrieben, in einem Falle werde sogar der mediale Kopf des Gastrocnemius als Soleus bezeichnet. Mc. Murrich selbst kommt sodann zu dem Schlusse, daß für den Gastrocnemius der Ursprung vom Femur und die Zusammensetzung aus zwei Köpfen, für den Soleus der Ursprung von der Fibula und die Einköpfigkeit charakteristisch sei.

Wenn dieser Satz richtig wäre, dann hätten wir ja einen schnell

gefundenen Wegweiser aus der allgemeinen Verwirrung, eine angenehme, direkt aus der menschlichen Anatomie übernommene Schablone, mit der wir uns überall sofort zurecht finden könnten. Leider liegen die Verhältnisse nicht so eindeutig.

Schon bei *Ornithorhynchus* haben wir das Dilemma: ein zweiköpfiger Muskel, dessen einer Kopf von der Fibula entspringt. Also weder ein Gastrocnemius (denn ein Kopf entspringt nicht vom Femur) noch ein Soleus (denn der Muskel ist nicht einköpfig).

Damit finden wir wieder die alte Erfahrung bestätigt, daß der Ursprung in vielen Fällen ein irreleitendes Kriterium ist, welches für die Bestimmung eines Muskels lange nicht den Wert wie die Insertion hat.

Was den lateralen Gastrocnemius anbelangt, so scheint er ursprünglich ein Muskel mit rein fibularem Ursprung gewesen zu sein, der allmählich auf das Femur gewandert ist. Bei den *Monotremen* und einigen *Marsupialia* ist dieser rein fibulare Ursprung noch erhalten, während bei andern *Marsupialia* die verschiedensten Entwicklungsstadien: Ursprung vom Ligamentum genu laterale, vom lateralen Meniscus bis zum rein femoralen Ursprung zu beobachten sind.

Genau dieselbe Wanderung haben Fürst (1903) und Taylor und Bonney (1905) für den Popliteus, der infolge seiner charakteristischen fächerförmigen Gestalt den Vorzug der Unverwechselbarkeit hat, bewiesen; und zwar machen Taylor und Bonney für diese Wanderung das Verschwinden der Beweglichkeit zwischen Tibia und Fibula, Fürst die veränderte Winkelstellung zwischen Ober- und Unterschenkel verantwortlich. Sicherlich mag für diese Wanderung auch der Umstand von Belang sein, daß die Fibula der *Monotremen* viel weiter proximalwärts reicht als bei den höheren *Mammalia*, wo sie sekundär weiter distalwärts verrückt ist als die Tibia.

Alle diese Gründe, die für den Popliteus gelten, mögen auch für die Wanderung des lateralen Gastrocnemius von Belang gewesen sein.

Was mich aber ganz besonders dazu veranlaßt, den »Soleus« von Miwart und Westling als lateralen Gastrocnemius anzusprechen, das ist der Umstand, daß ein selbständiger, vom lateralen Gastrocnemius wohldifferenzierter Soleus in der Tierreihe recht spät auftritt. Bei den *Marsupialia* fehlt ein solcher durchweg. (Er ist höchstens durch einige, dem lateralen Gastrocnemius eng angehörige Muskelfasern angedeutet.)

Entsprechend seiner späten Entwicklung fehlt der Soleus auch

bei vielen höheren Säugern, während ein Fehlen des lateralen Gastrocnemius (nach MIWART und WESTLING fehlt der laterale Gastrocnemius bei *Echidna*) sonst nirgends beobachtet zu sein scheint.

Im übrigen wende ich aber auch bei *Echidna* den Namen »lateraler Gastrocnemius« mit demselben Vorbehalt wie bei *Ornithorhynchus* (S. 6) an. Auch hier handelt es sich wahrscheinlich nicht um ein unbedingtes Homologon mit dem lateralen Gastrocnemius der höheren Säuger.

γ. **Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis**

fehlt meist. Nur bei einem Exemplar fand ich eine vom Calcaneus entspringende Muskelportion, die sich in zwei Teile spaltet, einen medialen, der seine Muskelfasern mit dem vom Flexor fibularis entspringenden tiefen Kopf zu gemeinsamer Insertion an der Sehnenscheide der zweiten Zehe vereinigt, und einen lateralen, der zur vierten Zehe verläuft und diffus im Bindegewebe endet, da eine wohlgebildete Sehnenscheide fehlt.

b. Tiefe Muskelgruppe.

α. **Der Popliteus**

wie bei *Ornithorhynchus* (S. 7).

β. **Der Flexor tibialis**

wie bei *Ornithorhynchus* (S. 7). MIWART und WESTLING fassen diesen Muskel als Plantaris auf, wahrscheinlich wegen der Ausbreitung seiner Sehne zu einer Plantarfascie. Warum ich ihn für einen Flexor tibialis halte, kann ich erst S. 26 begründen.

γ. **Der Flexor fibularis**

im wesentlichen wie bei *Ornithorhynchus*. In der Planta teilt sich die Hauptsehne in fünf von medial nach lateral an Stärke abnehmende Teilsehnen, welche an den Endphalangen der Zehen inserieren.

δ. **Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis,**

der nur aus einem einzigen Muskelbündel besteht, entspringt in der Planta von der Sehne des Flexor fibularis. In Gegend des zweiten Metatarsophalangealgelenkes geht er in die Sehnenscheide der starken zweiten Zehe über. In dem einen Fall, wo auch ein oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis bestand, verbanden sich beide knapp vor der Insertion, um gemeinsam in die Sehnenscheide auszulaufen. WESTLING faßt den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis (einen

oberflächlichen hat Westling nicht beobachtet) als Lumbricalis auf, ohne weitere Begründung.

ε. Der Tibialis posticus

wie bei *Ornithorhynchus* (S. 9).

ζ. Die Caro quadrata Sylvii

wie bei *Ornithorhynchus* (S. 9).

η. Lumbricales

fehlen.

B. Nerven.

Der N. tibialis verhält sich bei *Echidna* ungefähr ebenso wie bei *Ornithorhynchus*. Eine kleine Modifikation besteht nur insofern, als Strang *a* und *b* sich schon am Unterschenkel, oberhalb des Calcaneus zum N. plantaris lateralis vereinigen.

Die Plantarnerven wie bei *Ornithorhynchus*. Der N. plantaris medialis versorgt den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis und in dem einen Fall, wo eine Calcaneusportion bestand, auch diese.

Westling beschreibt meinen Strang *a* (Teil des N. plantaris lateralis + N. communicans tibialis) als »besonders stark entwickelten Communicans tibialis« und zählt unter den Merkmalen, welche *Ornithorhynchus* und *Echidna* gemeinsam haben, auch die »eigenartige Verbreitung des Communicans tibialis, die von der aller übrigen Säuger abweicht«, auf.

Das Verhalten des Nerven ist von Westling in der genauesten Weise untersucht, aber nicht ganz korrekt gedeutet worden. Die diesbezügliche Abweichung der *Monotremen* von den übrigen Säugern ist nämlich keineswegs so ungeheuer, wie sie in dem Fall erscheint, wenn man mit Westling annimmt, daß der N. communicans tibialis (der reine Hautnerv der übrigen Säuger) bei den *Monotremen* auch Muskeläste für die Plantarmuskeln abgibt.

Vielmehr liegt das Abweichende nur darin, daß ein Teil des lateralen Plantarnerven bei den *Monotremen* (übrigens auch bei einigen *Marsupialia*, so *Didelphys cancrivora*, *Dasyurus hallucatus*, *Trichosurus vulpecula* u. a.) die Bahn des N. communicans tibialis bis zur Planta benutzt.

Zusammenfassung.

Als besonders primitive Merkmale sind herauszuheben:

1) Der laterale und mediale Gastrocnemius sind bei *Echidna* zwei selbständige Muskelindividuen. (Bei *Ornithorhynchus* besteht eine Vereinigung der Sehnen.)

2) Der laterale Gastrocnemius und der Popliteus entspringen von der Fibulaschaufel.

3) Ein als Muskelindividuum für sich bestehender Soleus und Plantaris fehlen. Es ist aber möglich, daß diese beiden Muskeln entweder mit dem lateralen Gastrocnemius zu einem einheitlichen Muskel verschmolzen sind (sekundäre Vereinfachung), oder daß sie sich noch nicht aus dem lateralen Gastrocnemius herausdifferenziert haben (ursprünglicher Zustand).

4) Der Flexor tibialis inseriert in der Plantarfascie des medialen Fußrandes und hat keine Beziehung zu den Zehen und zum Flexor fibularis.

5) Der Flexor fibularis ist etwa dreimal stärker als der Flexor tibialis und inseriert an den Endphalangen sämtlicher Zehen.

6) Der Flexor digitorum brevis hat zwei Köpfe, einen vom Calcaneus und einen von der Sehne des Flexor fibularis entspringenden; er besitzt keine perforierten Sehnen, sondern läuft in die Sehnenscheiden des Flexor fibularis aus.

7) Der N. tibialis bildet am Unterschenkel drei Hauptstränge. Der mediale entspricht dem N. plantaris medialis, die beiden lateralen führen Fasern des N. plantaris lateralis und des N. communicans tibialis.

Wenn man die beiden Tiere, *Ornithorhynchus* und *Echidna* miteinander vergleicht, so erscheint *Echidna* darin primitiver, daß eine Vereinigung der beiden Gastrocnemii noch fehlt. Dagegen weist die oberhalb des Calcaneus erfolgende Vereinigung zweier Hauptnervenstränge zum N. plantaris lateralis ihr eine höhere Entwicklungsstufe als *Ornithorhynchus* zu, eine Stufe, wie sie bei den *Marsupialia* anzutreffen ist.

Die Frage, welches von den beiden Tieren ursprünglicher ist, dürfte wohl nach wie vor unentschieden bleiben. *Ornithorhynchus* ist primitiver in seiner Hautmuskulatur (Ruge, 1895), im Verhalten der Vorderarmarterie (Hochstetter, 1896), im furchenlosen Gehirn (Ziehen, 1897), im Haarkleid, im Auftreten eines Foramen olfactorium, von Zähnen, im Verhalten der Vorderarmknochen (von Weber zitiert 1904). Dagegen zeigt *Echidna* ursprünglichere Verhältnisse im Verhalten des M. obliquus superior oculi (Göppert, 1894), in bezug auf den Mammar- und Marsupialapparat (Ruge, 1895), im Bau der Leber (Braus, 1896), im Verhalten der hinteren Hohlvene, der Vena azygos hemiazygos und des Sinus transversus (Hochstetter, 1896),

im histologischen Bau des Magens (Oppel, 1896), in der Entstehung der Haargruppen (Römer, 1898), im Bau des Kehlkopfs (Göppert, 1901). Ob es sich aber um wirklich primitive oder sekundär vereinfachte Verhältnisse handelt, läßt sich in vielen Fällen wohl schwer entscheiden.

Oppels Ansicht (1896), daß die »niederen« Säuger nicht als auf einer »niederen«, »einfachen«, »ursprünglichen« Entwicklungsstufe stehen gebliebene Tiere aufzufassen seien, daß sie vielmehr im Bau ihrer Organe hochgradige sekundäre Vereinfachungen zeigen, mag wohl zum größten Teile zu Recht bestehen.

2. Marsupialia.

Didelphyidae.

Aus dieser tiefstehenden Gruppe, der »ursprünglichsten Form unter den rezenten *Marsupialia*« (Weber, 1904), habe ich *Didelphys cancrivora* (Fig. 2 Taf. V) präpariert.

A. Muskeln.

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächliche Muskelgruppe wird hier durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis repräsentiert, ist also um einen Muskel, den Plantaris, reicher, als bei den *Monotremen*.

α. Der mediale Gastrocnemius

entspringt muskulös vom medialen Epicondylus femoris. (Auf Fig. 2 ist er knapp nach seinem Ursprung abgeschnitten und lateralwärts zurückgeschlagen.) Er deckt mit seinem kurzen Muskelbauch die mediale Portion des Popliteus fast vollständig zu, wird aber schon am oberen Drittel des Unterschenkels sehnig, verläuft schräg ab- und medialwärts und inseriert, ohne sich mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius zu vereinigen, an der lateralen Hinterseite des Tuber calcanei. Ein eigener starker Ast des N. tibialis versorgt ihn.

β. Der laterale Gastrocnemius

entspringt gemeinsam mit dem Plantaris vom Epicondylus lateralis femoris, vom lateralen Meniscus und vom Ligamentum genu laterale. Außerdem kommt ein Teil seiner Fasern von der Fascie der Peroneusmuskeln, nur einzelne von der Fibula selbst. Er deckt mit

seinem Muskelbauch den Plantaris sowie die laterale Randportion des Flexor fibularis und inseriert mit seiner, in der Mitte des Unterschenkels beginnenden Sehne an der medialen Hinterseite des Tuber calcanei, überkreuzt von der Sehne des medialen Gastrocnemius (wie bei *Echidna*).

Da sich das auf dem Unterschenkel entspringende Muskelbündel bei manchen *Marsupialia* sehr deutlich von dem übrigen lateralen Gastrocnemius abhebt, so liegt der Gedanke nahe, in ihm die ersten Entwicklungsstadien des Soleus zu vermuten.

Coues (1872) rechnet zum Soleus außer dem vom Unterschenkel auch den vom lateralen Meniscus entspringenden Teil, den ich unter allen Umständen für ein aszendierendes Bündel des lateralen Gastrocnemius halten möchte, das im Begriffe steht, sich von der Unterschenkelportion zu trennen, um den definitiven lateralen Gastrocnemius, das unbedingte Homologon des lateralen Gastrocnemius der höheren Säuger, zu bilden, während die zurückgelassene Unterschenkelportion die ersten Anfänge des Soleus darstellt. Es handelt sich hier also wahrscheinlich um eine Differenzierung, die durch Längsteilung erfolgt, jene dritte Art von Muskeldifferenzierung, die Gadow (1882) unterscheidet.

γ. Der Plantaris

ist an seinem Ursprunge mit dem lateralen Gastrocnemius verwachsen, bildet aber im übrigen einen ganz selbständigen Muskel. Er wird vom lateralen Gastrocnemius fast vollständig bedeckt und liegt der lateralen Seite des Flexor fibularis unmittelbar an.

Der Muskel entspringt vom lateralen Epicondylus femoris, mit wenigen Fasern auch vom Ligamentum genu laterale. Seine Sehne verläuft schräg ab- und medialwärts, liegt erst unter der Sehne des lateralen, dann unter der des medialen Gastrocnemius, tritt an deren mediale Seite und legt sich dann, die beiden Gastrocnemiussehnen vollständig deckend, wieder lateralwärts, so daß diese von der Plantarissehne umschlungen erscheinen. Oberhalb des Calcaneus beginnt die Sehne an Breite zuzunehmen und setzt dann, die Insertionspunkte der Gastrocnemii ganz verdeckend, über das Tuber calcanei, wo sich ihre Randpartien an den Seitenflächen des Tuber calcanei anheften, während die mittlere Partie frei darüber hinwegläuft. In der Planta wird die Sehne immer breiter und dementsprechend dünner. So erfolgt der allmähliche Übergang in die Plantarfascie, in deren medialer Randpartie auch der Flexor tibialis endet. Die Plantarfascie

strahlt mit starken Zügen nach den Fußrändern, mit etwas schwächeren nach den drei mittleren Zehen aus, bis zu den distalen Enden der Metatarsalia. An den Fußrändern geht sie in die Fascie der Dorsalseite über, in ihrer mittleren Partie nimmt sie an die Haut Anheftung. In der Gegend des Naviculare enthält die Plantarfascie eine Knorpelplatte eingelagert (Fig. 2 Taf. V. Auf dieser Figur ist zwecks Demonstration der tieferen Lage die Mittelpartie der Plantarfascie abpräpariert).

δ. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt mit zwei Muskelbündeln von der Plantarfascie. Zu beachten ist, daß er nicht etwa die direkte Fortsetzung des Plantaris repräsentiert (wie das bei *Erinaceus* und manchen *Prosimiae* der Fall ist, wo der Plantaris den Eindruck macht, als gingen seine Sehnenfasern in der Planta wieder in einen neuen Muskelbauch über, den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis), sondern daß der oberflächliche Kopf deutlich eine tiefere Schicht zur Plantarfascie bildet, d. h. von deren Dorsalseite entspringt. Die beiden Muskelköpfe verlaufen konvergent zueinander und vereinigen ihre Sehnen zu einer gemeinschaftlichen, welche bis in die Gegend der Grundphalanx der zweiten Zehe verläuft und sich dort in zwei Zipfel teilt, um die tiefe Sehne durchzulassen; also eine typische Perforation mit Anheftung an der Mittelphalanx. Zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf besteht keine Verbindung.

b. Tiefe Muskelgruppe.

α. Der Popliteus

entspringt fleischig von dem Fibulaköpfchen und wird fast vollständig von den Flexoren bedeckt. Er verläuft mit schwach divergierenden Muskelfasern ab- und medialwärts und inseriert an dem oberen Drittel der medialen Tibiakante; einen kleinen, dicht unterhalb des Gelenkes befindlichen Teil dieser Kante läßt er frei. Nach Sidebotham (1885) entspringt er vom lateralen Condylus femoris.

β. Der Flexor tibialis

ist ein schlanker Muskel, etwa ein Drittel schwächer als der Flexor fibularis. Er ist an seinem Ursprunge fast untrennbar mit dem Tibialis posticus verwachsen, mit dem er vom Fibulaköpfchen, sowie von der Fascie des Popliteus entspringt. Die in der Mitte des Unterschenkels entstehende Sehne kreuzt hinter dem medialen Malleolus

die Sehne des Tibialis posticus, indem sie hinter dieselbe tritt, und verläuft sodann in die Planta, wo sie sich kontinuierlich in die Plantarfascie des medialen Fußrandes, die einen Sesamknorpel enthält, fortsetzt.

γ. Der Flexor fibularis

entspringt, medial mit dem Tibialis posticus verwachsen, vom Fibulaköpfchen, ferner vom oberen Drittel des Fibulaschaftes und von der Membrana interossea. Er ist ungefähr dreimal stärker als der Flexor tibialis. Seine, am unteren Viertel des Unterschenkels beginnende kräftige Sehne verläuft in der tiefen, zwischen Calcaneus und medialem Malleolus befindlichen Rinne in die Planta (topographische Lage wie bei *Homo*), wo sie sich in fünf, an den Endphalangen inserierende Sehnen teilt.

Coues (1872) und Sidebotham (1885) haben in bezug auf Flexor tibialis und Flexor fibularis bei *Didelphys virginiana* und *Chironectes variegatus* wesentlich andre Befunde. Beide beschreiben eine Vereinigung der Sehnen von Flexor tibialis und Flexor fibularis. Trotz dieses völlig verschiedenen distalen Verhaltens zweifle ich an einer Homologie der von Coues und Sidebotham mit den von mir beschriebenen Muskeln nicht im geringsten, eine Behauptung, die ich allerdings erst im folgenden (S. 26) stützen kann.

Nebenbei muß ich, zur Vermeidung von Mißverständnissen, bemerken, daß Coues in seiner Arbeit einen kleinen Fehler macht, der sich in älteren Untersuchungen öfter vorfindet. Er hält den, an den Endgliedern der Zehen inserierenden Flexor fibularis für einen »Flexor digitorum communis longus« und faßt dementsprechend den Flexor tibialis als »Flexor pollicis longus« (soll wohl hallucis heißen!) auf. Heute sind wir darüber nicht mehr im Zweifel, daß der bei niedrigen Säugern alle Zehen versorgende tiefe Muskel der Flexor fibularis und nicht der Flexor tibialis ist. Diesen kleinen sachlichen Fehler nahm ich, als ich oben von jener Muskelhomologie sprach, der besseren Übersicht wegen, stillschweigend als korrigiert an.

δ. Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Sehne des Flexor fibularis, und zwar entspringt der Hauptteil von deren Plantarabschnitt, während ein kleiner Teil vom Unterschenkelabschnitt kommt. Aus dem gemeinsamen Muskelbündel gehen drei Sehnen hervor, welche von den Sehnen des Flexor fibularis perforiert werden und an den Mittelphalangen der dritten, vierten und fünften Zehe inserieren. Zwischen oberflächlichem und

tiefem Kopf, die durch die Plantarnerven getrennt werden, besteht keine Verbindung, so daß sie als zwei ganz verschiedene, nur im distalen Verhalten gleiche Muskeln erscheinen.

ε. Der Tibialis posticus

ist etwas schwächer als der Flexor tibialis, der seine mediale Randpartie deckt. Er ist an seinem Ursprunge medial mit dem Flexor tibialis, lateral mit dem Flexor fibularis verwachsen und entspringt mit diesen Muskeln gemeinsam vom Fibulaköpfchen und mit einigen Fasern von der Membrana interossea. Seine Sehne verläuft dicht hinter dem medialen Malleolus in die Planta, wo sie an den medialen Tarsalknochen, Naviculare und Cuneiforme I inseriert.

ζ. Die Caro quadrata Sylvii

fehlt, wie bei allen *Marsupialia*.

η. Lumbricales

sind vier vorhanden, welche aus den Winkeln der fünf vom Flexor fibularis gebildeten Sehnen entspringen und an den tibialen Seiten der vier lateralen Zehen vorbei in die Dorsalaponeurose derselben auslaufen. (Auf Fig. 2 Taf. V nicht gezeichnet.)

B. Nerven.

Der N. tibialis zeigt das den *Monotremen* eigentümliche Verhalten: die Aufteilung in drei zur Planta verlaufende Nervenstränge, wobei die Vereinigung der beiden Teilnerven des N. plantaris lateralis wie bei *Echidna* schon am Unterschenkel erfolgt. Die ganzen Verhältnisse lehnen sich überhaupt so eng an die bei den *Monotremen* bestehenden an, daß ich mir eine detaillierte Beschreibung wohl sparen darf, indem ich auf Fig. 2 Taf. V verweise.

Der N. plantaris medialis versorgt, wie aus Fig. 2 hervorgeht, sowohl den oberflächlichen wie den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis. Auf meinem Präparat ist der N. plantaris medialis, ebenso wie der N. plantaris lateralis (der die tiefen Muskeln der Sohle versorgt) bald nach seinem Eintritt in die Planta der besseren Übersichtlichkeit wegen abgeschnitten.

Dasyuridae.

Aus dieser Gruppe habe ich *Dasyurus hallucatus* (Fig. 3 Taf. V) präpariert.

A. Muskeln.

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

Diese wird, wie bei *Didelphys* durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis gebildet.

α. Der mediale Gastrocnemius

wie bei *Didelphys cancrivora* (S. 17).

β. Der laterale Gastrocnemius

verhält sich ebenso wie bei *Didelphys cancrivora* (S. 17). Auch in bezug auf den Soleus gilt das dort Gesagte.

γ. Der Plantaris,

auf Fig. 2 Taf. V vom Calcaneus losgelöst und medialwärts umgeschlagen, entspringt wie bei *Didelphys* gemeinsam mit dem lateralen Gastrocnemius und liegt erst unter demselben. Seine Sehne umschlingt und bedeckt aber ebenso wie dort die Sehnen der beiden Gastrocnemii von der medialen Seite her und tritt auf das Tuber calcanei, über das sie sich in Form einer Kappe stülpt. Mit den beiden Rändern heftet sie sich an den Seitenflächen des Tuber an, verläuft aber im übrigen frei in die Planta, in der sie als Plantarfascie endet; und zwar bildet sie eine kräftige Partie für den lateralen Fußrand und vier einzelne Stränge, welche sich an Haut und Sehnenscheiden der zweiten, dritten, vierten und fünften Zehe heften. (Die erste Zehe ist reduziert.)

δ. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Unter-, d. h. Dorsalseite der Plantarfascie und tritt mit dem tiefen Kopf in Verbindung. (Vgl. S. 23.)

In bezug auf die eben beschriebenen Muskeln befinde ich mich mit den sehr gründlichen und ausführlichen Angaben von Cunningham (1882) und Maccormick (1886/87), welche *Thylacinus* und *Dasyurus viverinus* behandeln, bis auf einige kleine Unterschiede in Übereinstimmung. Cunningham hat bei *Thylacinus* z. B. die beiden Gastrocnemii bald nach ihrem Ursprung vereinigt gefunden, während sie bei den beiden *Dasyurus*-Species (dem von Maccormick und dem von mir untersuchten) bis zu ihrer Insertion selbständig bleiben. Außerdem ist die Aufteilung der Plantarfascie in die einzelnen Stränge bei *Thylacinus* und *Dasyurus viverinus* eine etwas andre. Die

Unterschiede sind aber so belanglos, daß es eine nähere Erörterung derselben kaum lohnt.

b. Tiefe Muskelgruppe.

α. Der Popliteus

ist schwach entwickelt, verhält sich im übrigen aber wie bei *Didelphys.*

β. Der Flexor tibialis

ist ein schlanker, feiner Muskel und beträgt kaum ein Fünftel des Flexor fibularis. Er deckt den Muskelbauch des Tibialis posticus fast vollständig zu. Der Muskel nimmt Ursprung vom Fibulaköpfchen, der Membrana interossea und der Fascie des Popliteus. Die Lage der Sehne zum Tibialis posticus ist dieselbe wie bei *Didelphys.* In der Planta aber teilt sie sich in zwei Sehnen: die mediale endigt als Fascie für den rudimentären Hallux, die laterale vereinigt sich mit einem von der Plantarfascie abgehenden Sehnenbündel zu einem Streifen, der sodann Beziehung zum Flexor digitorum brevis gewinnt (s. Fig. 3 und 4 Taf. V). Über das weitere Verhalten des Muskels siehe S. 24.

γ. Der Flexor fibularis

entspringt von der oberen Hälfte des Fibulaschaftes und der Membrana interossea. Seine breite Sehne verläuft in der Rinne zwischen Calcaneus und medialem Malleolus und teilt sich ungefähr in der Mitte der Planta in vier Sehnen, welche an den Endphalangen der vier ausgebildeten Zehen inserieren. Der rudimentäre Hallux bekommt keine Sehne.

δ. Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Sehne des Flexor fibularis und tritt mit dem oberflächlichen Kopf in Verbindung.

Der oberflächliche Kopf, der distal vom Calcaneus von der Dorsalseite der Plantarfascie entspringt, geht nämlich in zwei dünne Sehnen über, deren jede sich nach kurzem Verlaufe mit je einer der vom tiefen Ursprungskopfe kommenden Sehnen vereinigt. Der von der Sehne des Flexor fibularis entspringende tiefe Kopf gibt drei feine Sehnen ab, von denen sich zwei, wie eben gesagt, mit je einer des oberflächlichen Kopfes verbinden, während die dritte für sich allein die perforierte Sehne für die vierte Zehe bildet. Da nun

außerdem der Plantaris, sowie der Flexor tibialis Sehnen abgeben, welche mit den Sehnen des Flexor digitorum brevis in Verbindung treten, so entsteht ein kompliziertes Netzwerk, dessen genaue Schilderung ich mir, um so mehr als es bei verschiedenen Exemplaren variieren dürfte, sparen möchte. Aus dem Geflecht gehen Sehnen für die vier ausgebildeten Zehen, für die fünfte und zweite Zehe sogar je zwei ab. Jede der Sehnen spaltet sich an der Sehnenscheide in zwei, in spitzem Winkel divergierende Zipfel, welche in dem Gewebe der Scheide verschwinden.

An der dritten Zehe (siehe Fig. 3 Taf. V) habe ich die ganze Sehnenscheide längs gespalten und die beiden Blätter nach rechts und links zurückgeschlagen. Dabei zeigt es sich, daß die Innenwand der Vagina nicht die glatte Fläche wie bei den *Monotremen* darbietet. Die Sehne des Flexor digitorum brevis splittert sich nämlich im Gewebe der Sehnenscheide nicht in ihre Endfasern auf, sondern behält die straffe Sehnenstruktur und tritt von der Außen- an die Innenfläche der Scheide. Sie umgreift, reliefartig mit dieser Fläche verwachsen, nach Art der perforierten Sehnen die tiefe Sehne des Flexor fibularis mit zwei Zipfeln, vereinigt aber ihre beiden Zipfel wieder hinter dem Rücken der Sehne, um an der Mittelphalanx zu inserieren. Zwischen den beiden Zipfeln besteht an der Basis der Grundphalanx ein sehniger Verbindungsbogen, das Chiasma Camperi.

Der Unterschied zwischen der vollständig perfekten Perforation, wie sie *Homo* und die Affen, sowie andere *Placentalia*, aber auch ein Teil der *Marsupialia* zeigen, und diesem hier beschriebenen Befund von *Dasyurus* besteht nur darin, daß in dem ersteren Falle Sehnenscheide und Perforatussehne des Flexor digitorum brevis zwei selbständige, voneinander völlig unabhängige Gebilde repräsentieren, während in dem eben geschilderten Falle die Perforatussehne mit der Sehnenscheide vereinigt, ja gleichsam in diese eingelassen ist. Es ergibt sich somit für die Ausbildung der Perforation vorläufig die Entwicklungsreihe: 1) *Monotremen*, 2) *Dasyurus hallucatus*, 3) die meisten *Marsupialia* und *Placentalia*.

ε. Der Tibialis posticus

verhält sich wie bei *Didelphys* (S. 21).

ζ. Die Caro quadrata Sylvii

fehlt.

sind sechs vorhanden. Je zwei (nicht gezeichnet) entspringen aus den von den Sehnen des Flexor fibularis gebildeten Winkeln und inserieren je nach ihrer Lage an der tibialen oder fibularen Seite der Sehnenscheide, ohne auf die Dorsalseite der Zehen überzugehen. Das doppelte Vorhandensein der Lumbricales beobachtete auch MACCORMICK bei *Dasyurus viverinus*, CUNNINGHAM bei *Thylacinus*. Ebenso betonen beide, daß die Lumbricales keine Beziehung zur Extensorenseite haben.

Alles in allem genommen zeigen *Dasyurus viverinus* (MACCORMICK, 1886/87), *Myrmecobius fasciatus* (LECHE, 1891), und *Thylacinus* (CUNNINGHAM, 1882), in bezug auf den Popliteus, Tibialis posticus, die Caro quadrata Sylvii und die Lumbricales (bezüglich letzterer muß ich *Myrmecobius fasciatus* offen lassen, da LECHE von den Lumbricales nicht spricht) ungefähr dieselben Verhältnisse wie *Dasyurus hallucatus*.

In bezug auf Insertion des Flexor tibialis, Flexor fibularis und Flexor digitorum brevis bestehen Verschiedenheiten, welche durch folgende Tabelle veranschaulicht werden mögen:

	Dasyurus halluc.	*Dasyurus viv.* (MACCORMICK)	*Myrmecobius fasc.* (LECHE)	*Thylacinus* (CUNNINGHAM)
Fl. tib.	Hat 2 Teilsehnen. Die med. endet als Fascie des rud. Hallux. Die lat. verbindet sich mit der Plantarfascie.	Hat 2 Teilsehnen. Die med. inseriert am rud. Hallux, die lat. an der Basis des V. Metatarsale.	Hat 2 Teilsehnen. Die med. ins. an der Basis des I. Metatarsus, d. lat. vereinigt sich mit der Sehne d. Fl. fib.	Die Sehne verbindet sich mit der des Fl. fib.
Fl. fib.	Keine Verbindg. mit Fl. tib. Die Sehne hat 4 Endsehnen, welche an den Endphalangen der 4 Zehen inserieren.	Wie bei *Das. halluc.*	Verbindet sich mit einem kl. Teil des Fl. tib. Insertion der Endsehnen an den Endphalangen.	Verbindet sich mit der ganzen Sehne des Fl. tib., dann Teilung in 4 Endsehnen mit Ins. an den Endphalangen.
Fl. dig. br.	Der oberfl. Kopf entspringt von der Plantarfascie und gibt 2, der tiefe von der Sehne des Fl. fib. und gibt 3 Sehnen ab. Diese Sehnen + lat. Teil des Fl. tib. + Teil der Plantarfascie bilden ein Geflecht, aus dem die 4 perforierten Sehnen hervorgehen. Insertion an Mittelphalangen.	Der oberfl. Kopf entspringt v. d. Plantarfascie unmittelbar in der Gegend des Calc., der tiefe von der Sehne des Fl. fib. Verbindung der beiden, Aufteilg. in 4 Muskelbündel mit perforierten Sehnen für jede Zehe. Insertion an Mittelphalangen.	Der oberfl. Kopf von der Plantarfascie, der tiefe von der Sehne des Fl. fib. Die beiden geben 4 Sehnen für die 2.—5. Zehe ab. Perforation, Insertion an den Mittelphalangen.	Schwach entwickelt. Hat nur einen oberfl. Kopf. Ursprung vom Calcaneus. 4 zarte Sehnen, Perforation, Insertion an den Mittelphalangen.

Diese Tabelle gibt vor allem ein anschauliches Bild von dem wechselnden Verhalten des Flexor tibialis und bietet mir Gelegenheit zu begründen, warum ich bei *Ornithorhynchus*, *Echidna* und *Didelphys* den als Plantarfascie des medialen Fußrandes endigenden Muskel, der von andern Autoren als Tibialis posticus oder als Plantaris aufgefaßt wird, für einen Flexor tibialis halte.

Bei den *Didelphyidae* konnte ich diese Frage noch nicht mit einiger Aussicht auf Erfolg aufwerfen, denn bei dieser Tiergruppe sind nur die beiden extremsten Fälle beobachtet: einerseits die Endigung des Flexor tibialis in der Plantarfascie des medialen Fußrandes, anderseits die vollständige Vereinigung der Sehnen des Flexor tibialis und Flexor fibularis. Hier bei den *Dasyuridae* haben wir aber in *Myrmecobius fasciatus* ein Zwischenglied, welches einiges Licht auf die Entwicklung des Flexor tibialis wirft.

Höchst merkwürdig ist es, daß ein und derselbe Muskel innerhalb einer Tiergruppe solche Varietäten zeigt. Es ist wie ein leises Tasten und Versuchen, wo er am besten Wurzel fassen könnte. Sein ursprünglichstes Verhalten scheint der Muskel in jenen Fällen zu zeigen, wo er in die Plantarfascie ausstrahlt. Meist verlaufen dabei die Fasern seiner Endsehne den medialen Fußrand (im Gewebe der Plantarfascie) entlang (*Monotremen*, *Didelphys cancrivora*), sie können aber außerdem lateralwärts ziehen, ja bis zum lateralen Fußrand auslaufen, dort in die Tiefe dringen und sich am fünften Metatarsale ansetzen (*Dasyurus viverinus*). In allen diesen Fällen (von dem letzten bei *Dasyurus viverinus* beobachteten abgesehen) zeigt der Muskel also ein ähnliches Verhalten wie der Plantaris. Seine Funktion dürfte auch dementsprechend eine ähnliche sein, d. h. im wesentlichen in der Spannung der Plantarfascie bestehen.

Das nächst höhere Entwicklungsstadium scheint *Myrmecobius fasciatus* zu repräsentieren. Dort bildet die Sehne des Muskels zwei Teilsehnen, deren eine die typische Insertion in der Plantarfascie des medialen Fußrandes beibehalten, während die andre sich mit der Sehne des Flexor fibularis vereinigt hat. Dasselbe Verhalten des Muskels habe ich übrigens auch innerhalb der *Edentaten*-Gruppe bei *Orycteropus aethiopicus* beobachtet. Es erscheint wohl außer allem Zweifel, daß der Muskel einen Funktionswechsel anstrebt. Worin die Triebfeder zu dieser Entwicklungsrichtung zu suchen ist, ob sie in der Lebensweise oder der Locomotionsart des Tieres oder in andern Ursachen liegt, darüber lassen sich wohl eine Menge

Hypothesen aufstellen, aber kaum ein einziger unbedingt stichhaltiger Grund anführen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung gibt der Flexor tibialis seine ursprüngliche Insertion und Funktion ganz auf und vereinigt seine Sehne vollständig mit der des Flexor fibularis, mit dem gemeinsam er die Zehen beugt (*Thylacinus*). Aus einem ursprünglichen Spanner der Plantarfascie ist er so zu einem Synergisten (im engsten Sinne des Wortes) des Flexor fibularis geworden.

Es ergibt sich somit die Entwicklungsreihe: 1) *Monotremen* und *Dasyurus hallucatus*, 2) *Myrmecobius fasciatus*, 3) *Thylacinus*.

Thylacinus ist auch in andern Muskeln das höchstentwickelte Tier dieser Gruppe: die beiden Gastrocnemii sind vereinigt, der Flexor digitorum brevis entspringt vom Calcaneus.

B. Nerven.

Der N. tibialis verhält sich im wesentlichen wie bei den *Monotremen* (siehe S. 10).

Der Flexor digitorum brevis wird nur vom N. plantaris medialis versorgt.

Gegenüber den *Monotremen* und *Didelphyidae* zeigt *Dasyurus hallucatus* insofern eine höhere Entwicklungsstufe, als der Tibialisstamm sich nach Abgabe des Hauptstranges a nicht sofort weiter teilt, sondern bis nahe an seinen Eintritt in die Planta einheitlich bleibt.

Notoryctidae.

Aus dieser Gruppe habe ich kein Tier untersucht. Da aber speziell über *Notoryctes typhlops* eine sehr reichhaltige Literatur vorhanden ist, kann ich es mir nicht versagen, die Hauptbefunde, die mir im Hinblick auf meine Untersuchungen interessant scheinen, hervorzuheben. Ich beziehe mich dabei im wesentlichen auf die neueste auf diesem Gebiet erschienene Arbeit, Carlsson »Zur Anatomie des *Notoryctes typhlops*« (1904).

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

Von den Gastrocnemii ist jeder für sich selbständig. Der Plantaris fehlt.

b. Tiefe Muskelgruppe.

Der Flexor tibialis befestigt sich an dem tibialen Randknochen, der in der gemeinsamen Haut des Mittelfußes eingeschlossen liegt.

Der Flexor fibularis gibt fünf Sehnen ab, welche sich an den Endphalangen ansetzen.

»Der Flexor digitorum communis brevis« (ich zitiere jetzt wörtlich) »entspringt von der plantaren Fläche des tibialen Randknochens — ein vom gewöhnlichen Verhalten ganz abweichender Ursprung — und besteht nur aus Sehnenfasern, welche sich in zwei Streifen verteilen. Von diesen verbindet sich der eine mit der Sehne des Flexor fibularis, welche sich zur zweiten Zehe erstreckt, der andre inseriert an der zweiten Phalanx der dritten Zehe, lateralwärts von der Sehne des genannten Muskels, ohne mit ihr in eine Vereinigung zu treten. Der Muskel ist also sehr verkümmert und hat seine Aufgabe, wie ein M. perforatus zu wirken völlig verloren.«

Dieses von Carlsson beschriebene Verhalten ist mit dem sonst üblichen des Flexor digitorum brevis kaum in Einklang zu bringen. Wie gewagt es auch ist, sich allein auf Grund von Beschreibungen, also ohne Zuhilfenahme des Präparats ein sachliches Urteil über anatomische Befunde zu erlauben, so halte ich es doch für sehr wahrscheinlich, daß das, was Carlsson als Flexor digitorum brevis auffaßt, die distale Partie des Flexor tibialis repräsentiert, der Beziehungen zum Flexor fibularis zu gewinnen trachtet, und der den tibialen Randknochen in seiner Sehne eingelagert hat. Nur so werden die mitgeteilten Befunde verständlich. Das was Carlsson als Flexor tibialis beschreibt, wäre dann nur die proximale (bis zum Randknochen reichende) Partie dieses Muskels.

Rückblickend auf die S. 27 aufgestellte Entwicklungsreihe wäre *Notoryctes typhlops* nach dem soeben Gesagten dem *Myrmecobius fasciatus* an die Seite zu stellen.

Phascolarctidae.

Auch aus dieser Gruppe habe ich kein Tier selbst untersucht. Es existieren aber Angaben von Young (1882) über *Phascolarctos cinereus*. Als Wesentlichstes sei daraus hervorgehoben:

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

Der Plantaris endet in der Plantarfascie.

Ob die beiden Gastrocnemii vereinigt oder selbständig sind, geht aus der Arbeit nicht hervor.

b. Tiefe Muskelgruppe.

Flexor tibialis (YOUNG faßt den Flexor tibialis als einen zweiten Tibialis posticus auf) und Flexor fibularis haben keine Beziehung zueinander.

Der Flexor digitorum brevis scheint nur einen tiefen, von der Sehne des Flexor fibularis entspringenden Kopf zu bilden. Die Arbeit ist aber zu wenig detailliert, um sichere Schlüsse zu erlauben.

Phalangeridae.

Als Repräsentanten dieser Gruppe untersuchte ich *Trichosurus vulpecula* (Fig. 5 Taf. VI).

A. Muskeln.

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

α. Der mediale Gastrocnemius

im allgemeinen wie bei *Didelphys* (S. 17).

β. Der laterale Gastrocnemius

im allgemeinen wie bei *Didelphys*. Die Sehne vereinigt sich aber am unteren Drittel des Unterschenkels mit der des medialen Gastrocnemius, wobei eine auffällige Überkreuzung der Fasern erfolgt, derart, daß die des medialen Gastrocnemius oberflächlich und lateralwärts, die des lateralen Gastrocnemius in der Tiefe und medialwärts verlaufen. Ein selbständiger Soleus fehlt. Vielleicht wird er auch hier durch Muskelfasern, die von der Fascie der Mm. peronei kommen, repräsentiert.

γ. Der Plantaris

und seine Sehne verhält sich in Lage und Verlauf zu den Gastrocnemii wie bei *Didelphys* und *Dasyurus hallucatus*. Wie dort stülpt sich die Sehne kappenförmig über das Tuber calcanei und setzt sich in die Plantarfascie fort, die besonders an den Fußrändern sehr stark entwickelt ist.

Auf Fig. 5 Taf. VI ist die mediale Randpartie, die sich am Metatarsale I anheftet, dicht am Calcaneus abgeschnitten, die laterale, welche den starken, vom Calcaneus kommenden Kleinzehenmuskel deckt, vollständig abpräpariert. In der medialen sind zwei Sesamknöchelchen eingelagert, welche mit dem Naviculare artikulieren, dem Flexor tibialis Anheftung bieten und durch die Fascie an der Unterlage festgehalten werden.

δ. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b. Tiefe Muskelgruppe.

α. Der Popliteus

verhält sich wie bei *Didelphys* (S. 19).

β. Der Flexor tibialis

entspringt vom Fibulakopf, der Fascie des Popliteus, dem oberen Viertel der Tibia und der Membrana interossea. Die Sehne verläuft dicht hinter dem medialen Malleolus auf der Sehne des Tibialis posticus (auf Fig. 5 Taf. VI ist sie etwas medialwärts dislociert). In der Planta teilt sie sich in zwei Sehnen, deren mediale am medialen Sesamknöchelchen Anheftung nimmt, sodann aber weiter zum Cuneiforme I verläuft, deren laterale sich an dem etwas größeren lateralen Sesamknöchelchen befestigt, das mit einer Art Gelenkkapsel an das Naviculare geschlossen ist. Der Muskel geht also nach alledem keinerlei Verbindung mit dem Flexor fibularis ein.

γ. Der Flexor fibularis

verwächst mit den Peroneusmuskeln, entspringt vom Fibulakopf und -Schaft und von der Membrana interossea. Die mächtige Sehne tritt in der Rinne zwischen Calcaneus und Talus in die Planta und teilt sich dort in fünf Sehnen, welche zu den Endphalangen verlaufen.

δ. Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis,

der bei *Didelphys* zum kleinen Teile von dem Unterschenkelteil der Sehne des Flexor fibularis entspringt, ist bei *Trichosurus* noch weiter proximalwärts bis auf den Muskelbauch gewandert, so daß es den Anschein hat, als hätte der Flexor fibularis selbst sich in einen Perforatus und Perforans differenziert. Daß dieser hohe Ursprung aber ein sekundär erworbener ist, beweist der rekurrente Nerv. Aus der Muskelmasse gehen drei Sehnen hervor, welche zu der fünften, vierten und der durch Syndactylie zu einer Zehe verschmolzenen dritten und zweiten Zehe gehen und dort eine regelrechte, vollständig ausgebildete Perforation mit dem üblichen Verhalten zeigen.

ε. Der Tibialis posticus

ist bedeutend schwächer als der Flexor tibialis und wird an seinem Ursprunge vom Flexor fibularis vollständig gedeckt. Er entspringt vom Fibulakopf und von der Fascie des Popliteus. Seine dünne Sehne verläuft erst auf der Membrana interossea, dann auf der Tibia,

dann in einer Rinne hinter dem medialen Malleolus, vollständig bedeckt von der Sehne des Flexor tibialis.

ζ. Die Caro quadrata Sylvii

fehlt.

η. Lumbricales.

Von diesen sind nur die zwei lateralen ausgebildet, welche an den tibialen Seiten der vierten und fünften Sehnenscheide inserieren. Die durch Syndactylie zu einer Zehe verschmolzene dritte + zweite erhält keinen.

Ähnliche Befunde, wie ich bei *Trichosurus*, haben Cunningham (1882) bei *Cuscus*, Parsons (1896) bei *Petrogale xanthopus* verzeichnet.

Der Popliteus empfängt bei *Cuscus* auch Fasern vom lateralen Kniebaud, bei *Petrogale* auch vom Semilunarknorpel.

Der Flexor tibialis fehlt nach Cunningham bei *Cuscus*. Cunningham spricht aber dafür von einem zweiten Tibialis posticus.

Es ist begreiflich, daß dieser Autor, der bei *Thylacinus* den Flexor tibialis mit dem Flexor fibularis sich vereinigen sah, zögert, bei einem verwandten Beuteltier einen Muskel mit grundverschiedener Insertion ebenfalls als Flexor tibialis aufzufassen, selbst wenn diese Auffassung nach Lage und allgemeinem Verhalten des Muskels nahe läge. Vorsichtig sagt er also ungefähr von ihm: »Der zweite Tibialis posticus nimmt die Lage des fehlenden Flexor tibialis ein. Es ist möglich, daß er den fehlenden Flexor tibialis darstellt, aber die Tarsalinsertion läßt sich mit dieser Ansicht wohl kaum vereinbaren.«

Ich glaube, daß nach dem S. 26 Gesagten kein Zweifel besteht, daß es sich auch hier um einen Flexor tibialis und nicht um einen zweiten Tibialis posticus handelt.

Parsons (1896) beschreibt bei *Petrogale xanthopus* einen Plantaris, der perforierte Sehnen zur fünften und vierten Zehe abgibt.

B. Nerven.

Das Verhalten des N. tibialis ist ungefähr dasselbe wie bei *Echidna* und den vorher beschriebenen *Marsupialia*. Abweichend von *Didelphys* und *Dasyurus* ist der Ast für den Flexor digitorum brevis, der sich schon am Unterschenkel vom N. plantaris medialis abtrennt, auf der Sehne des Flexor fibularis aber bis in die Region des Calcaneus verläuft und dort kehrt macht, um nach aufwärts zum Muskel zu verlaufen (Fig. 5 Taf. VI).

Zusammenfassung.

Wenn ich die bei den *Marsupialia* erhaltenen Befunde in allgemeinen Zügen zusammenfasse, so ergibt sich Folgendes:

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

$\alpha + \beta$. Der mediale und der laterale Gastrocnemius

sind meist jeder für sich selbständig, ausgenommen bei *Thylacinus* (Cunningham), wo sie sich kurz nach ihrem Ursprunge, und *Trichosurus* (S. 29), wo sie sich etwas oberhalb des Calcaneus vereinigen, um an demselben zu inserieren.

Der laterale Gastrocnemius entspringt nicht nur vom lateralen Femurepicondylus, sondern meist auch noch vom lateralen Meniscus und dem lateralen Knieband.

Ein selbständig entwickelter Soleus fehlt. Die ersten Andeutungen eines solchen finden sich aber wahrscheinlich in jenen Muskelbündeln des lateralen Gastrocnemius, die nicht, wie der übrige Teil des Muskels auf das laterale Knieband, den Semilunarknorpel und das Femur hochgewandert sind, sondern ihren Ursprung von der Fascie der Extensorenseite und der Fibula beibehalten haben. Coues (1872) rechnet auch Fasern, die vom lateralen Knieband und dem Meniscus entspringen, zum Soleus. Da der Soleus auch dort, wo er vollkommen entwickelt ist, niemals Ursprungsfasern hat, die über die Region des Unterschenkels hinausgehen, halte ich jene Ansicht für unwahrscheinlich, vielmehr fasse ich jene Fasern als in Ascendenz begriffene Fasern des lateralen Gastrocnemius auf.

Ganz ungerechtfertigt aber ist es, wenn Young (1882) daran denkt, den vom Flexor fibularis entspringenden Flexor perforatus (tiefer Kopf des Flexor digitorum brevis) bei *Phascolarctos cinereus* als Soleus zu bezeichnen.

γ. Der Plantaris

ist fast immer ebenso stark wie die Gastrocnemii. Er entspringt gemeinsam mit dem lateralen Gastrocnemius, von dem er am Ursprunge gedeckt wird, vom lateralen Epicondylus femoris, manchmal auch vom lateralen Knieband und vom Meniscus. Seine Sehne gewinnt im weiteren Verlaufe eine immer mehr und mehr oberflächliche Lage und tritt, die Insertionsstellen der Gastrocnemii vollständig deckend, über das Tuber calcanei, über das sie sich meist in Form einer dicken Kappe stülpt. Dann tritt sie, immer breiter und dementsprechend dünner werdend, in die Planta und

bildet die Plantarfascie, die besonders an den Fußrändern stark entwickelt zu sein pflegt und in der Gegend des Naviculare eine Knorpelplatte oder ein Sesamknöchelchen (bei *Trichosurus* sogar zwei) enthält, das meist mit dem Naviculare articuliert. Von der Unter- d. h. Dorsalseite der Plantarfascie entspringt bei manchen *Marsupialia* (z. B. *Didelphys*, *Dasyurus hallucatus* und *viverinus*, *Myrmecobius fasciatus* und *Petrogale xanthopus*):

δ. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis,

der meist mit dem tiefen Kopf in Verbindung tritt. (Zusammenhängende Beschreibung des Flexor digitorum brevis siehe S. 34.)

b. Tiefe Muskelgruppe.

α. Der Popliteus

entspringt bei den meisten *Marsupialia* nur vom Fibulakopf, bei einigen finden sich aber noch außerdem Ursprungsportionen vom lateralen Kniebaud und vom Semilunarknorpel. Einen rein femoralen Ursprung habe ich nicht beobachtet. Sidebotham (1885) erwähnt aber einen solchen bei *Chironectes variegatus*.

β. Der Flexor tibialis

zeigt ein ganz auffallendes Verhalten. Am besten unterscheidet man hier drei Gruppen:

1) Bei den von mir untersuchten Tieren (*Didelphys cancrivora*, *Dasyurus hallucatus* und *Trichosurus vulpecula*) hat er keine Beziehung zum Flexor fibularis, sondern breitet seine Sehne, sobald er unterhalb des medialen Malleolus in die Planta tritt, wie der Plantaris mehr und mehr aus, um den medialen Fußrand mit einer Fascie zu bedecken. Bei *Didelphys cancrivora* und *Trichosurus vulpecula* geht die Fascie des Flexor tibialis unmittelbar in die des Plantaris über, so daß man kurzweg sagen könnte, der Flexor tibialis endige in der vom Plantaris gebildeten Plantarfascie. Bei *Dasyurus hallucatus* ist dieses Verhalten insofern etwas modifiziert, als der Flexor tibialis keine kontinuierliche Fascie, sondern zwei wohlabgegrenzte Teilsehnen bildet, deren eine mit einem von der Plantarfascie sich abspaltenden Strang in Verbindung tritt, was allerdings, sozusagen, auf dasselbe herauskommt. Alles in allem genommen, erinnern diese Verhältnisse vollständig an die bei den *Monotremen* verzeichneten, nur daß dort kein Plantaris und keine lege artis

ausgebildete Plantarfascie vorhanden ist. Eine solche bildet der Flexor tibialis nur am medialen Fußrand.

Ähnliche Beziehungen des Muskels zur Plantarfascie und zum tibialen Sesamknochen fand MACCORMIC bei *Dasyurus viverinus*, CUNNINGHAM bei *Cuscus*, YOUNG bei *Phascolarctos cinereus*.

2) Ein vollständig andres Bild bietet der Flexor tibialis bei *Chironectes variegatus* (SIDEBOTHAM), *Didelphys virginiana* (COUES) und *Thylacinus* (CUNNINGHAM). Bei den erwähnten Tieren vereinigt er seine Sehne vollständig mit der des Flexor fibularis.

3) Einen dritten Befund, der die Brücke zwischen den beiden eben erwähnten bildet, verzeichnet LECHE bei *Myrmecobius fasciatus*, wo die Sehne des Flexor tibialis sich in zwei Sehnen teilt, »eine breitere, welche zur Basis des Metatarsus I geht« (von Beziehungen zur Plantarfascie spricht LECHE nicht) »und eine schmälere, welche sich mit der Sehne des Flexor hallucis longus (Flexor fibularis) vereinigt«.

Bei den *Edentaten* fand ich ähnliche Variationen in der Insertion des Flexor tibialis wie bei den *Marsupialia*. Bei den meisten läuft der Muskel in die Plantarfascie aus, die einen Sesamknorpel enthält. Bei *Orycteropus aethiopicus* aber inseriert nur ein Teil der Sehne in der Plantarfascie, die den Sesamknorpel eingelagert hat, der zweite Teil vereinigt sich mit der Sehne des Flexor fibularis.

γ. Der Flexor fibularis

ist bei allen *Marsupialia* ein mächtiger Muskel, meist drei- bis viermal stärker als der Flexor tibialis. Seine Sehne verläuft in einer Rinne zwischen medialem Malleolus und Calcaneus in die Planta und bildet hier eine breite Sehnenplatte, die sich in die Einzelsehnen für die Zehen teilt. Die Insertion erfolgt an den Endphalangen.

δ. Der Flexor digitorum brevis

hat meist zwei Ursprungsportionen oder Köpfe, einen oberflächlichen, von der Dorsalseite der Plantarfascie, und einen tiefen, von der Sehne des Flexor fibularis entspringenden Kopf. Der Ursprung des letzteren kann verschieden hoch, ja sogar bis vom Muskelbauch des Flexor fibularis erfolgen. Bei einigen *Marsupialia* fehlt der oberflächliche Kopf, z. B. bei *Didelphys virginiana*, wie aus der Arbeit von COUES (1872), bei *Cuscus*, wie aus der von CUNNINGHAM (1882) hervorgeht, sowie bei *Trichosurus vulpecula* (S. 30).

Der tiefe Kopf scheint, wie ich aus Cunninghams Arbeit zu entnehmen glaube, bei *Thylacinus* zu fehlen. Leider können diese Deutungen aus der Literatur aus begreiflichen Gründen nicht unbedingt verläßlich sein.

Aus dem Muskelabschnitt, sei es nur des tiefen, oder nur des oberflächlichen Kopfes oder beider, gehen Sehnen hervor (manchmal besteht eine Verbindung zwischen Sehnen des oberflächlichen Kopfes und des tiefen, manchmal keine), welche von denen des Flexor fibularis perforiert werden.

Dasyurus hallucatus zeigt eine Verwachsung der Perforatus-Sehnen mit der betreffenden Sehnenscheide, ähnlich wie ich sie bei *Myrmecophaga jubata* (siehe S. 50 ff, ferner Fig. 6 und 7 Taf. VI) beschrieben habe.

ε. Der Tibialis posticus,

neben dem medialen Gastrocnemius der konstanteste Muskel innerhalb der ganzen Säugetiergruppe, entspringt von der Fibula, vielfach auch von der Membrana interossea und der Fascie des Popliteus und inseriert am Naviculare und Cuneiforme I. Manchmal ist seine Sehne eine kleine Strecke weiter, manchmal weniger weit zu verfolgen. Diese Unterschiede haben keine wesentliche Bedeutung.

ζ. Die Caro quadrata Sylvii

fehlt bei allen *Marsupialia*.

η. Die Lumbricales

sind entweder einfach oder doppelt (*Dasyurus hallucatus*, *Dasyurus viverinus*, *Thylacinus*) vertreten. Sie entspringen aus den Winkeln, die von den Einzelsehnen des Flexor fibularis gebildet werden. Wenn nur vier Lumbricales vorhanden sind, so inserieren sie meist an der Dorsalaponeurose der Zehen, an die sie von der tibialen Seite der vier lateralen Zehen herantreten. Wenn sie aber doppelt vertreten sind (d. h. sieben an Zahl), dann inserieren sie zu beiden Seiten der Flexorscheide der zweiten, dritten und vierten Zehe, während die fünfte Zehe nur einen für die tibiale Seite bekommt. Eine Beziehung zur Dorsalaponeurose besteht bei den von mir untersuchten Exemplaren in diesem Verdoppelungsfalle nicht.

Wenn man die bis jetzt untersuchten *Marsupialia* miteinander vergleicht, so scheint — ich beschränke meine Vergleiche allerdings nur auf das von mir bearbeitete Gebiet, die Unterschenkelmuskulatur der Flexorenseite — die niedrigsten Befunde *Dasyurus hallu-*

catus darzubieten: Die beiden Gastrocnemii sind selbständig, der Popliteus entspringt von der Fibula, der Flexor tibialis hat keine Beziehung zum Flexor fibularis, sondern zeigt Verbindungen mit der Plantarfascie, der Flexor digitorum brevis zeigt noch nicht die vollständig ausgebildete Perforation wie bei den höheren Säugern, die Lumbricales sind doppelt.

Dagegen scheint die höchste Entwicklungsstufe *Thylacinus* erreicht zu haben: Der Popliteus entspringt zwar auch von der Fibula, die beiden Gastrocnemii aber sind vereinigt, der Flexor tibialis vereinigt seine Sehne mit der des Flexor fibularis, der Flexor digitorum brevis zeigt eine vollständig ausgebildete Perforation genau wie sie bei den höheren Säugern besteht.

II. Allgemeiner Teil.

Entwicklung der Flexoren am Unterschenkel und Fuß.

Leider bin ich, wie ich schon eingangs erwähnte, zurzeit nicht in der Lage, meine Untersuchungen über *Edentaten*, *Insectivoren*, *Prosimiae* und *Simiae* in der gleichen ausführlichen Weise auszuarbeiten, wie die über *Monotremen* und *Marsupialia*. Da ich aber den Zweck vorliegender Arbeit darin erblicke, den Entwicklungsgang aufzudecken, den die Flexoren am Unterschenkel und Fuß der Säuger von den *Monotremen* an bis zu *Homo* durchgemacht haben, so möchte ich gelegentlich dieser nunmehr folgenden allgemeinen Ausführungen wenigstens kurz die Resultate anführen, zu denen ich durch Untersuchung der übrigen Säugergruppen gelangt bin.

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

(Gastrocnemius medialis, Gastrocnemius lateralis, Soleus, Plantaris, oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis.)

α. Der Gastrocnemius medialis

entspringt innerhalb der ganzen Säugetierreihe ganz konstant vom medialen Epicondylus femoris. Bei *Echidna*, den meisten *Marsupialia* und einigen *Edentaten* ist er ein selbständiger Muskel, der keinerlei Beziehungen zum lateralen Gastrocnemius zeigt, sondern mit eigner Sehne am Tuber calcanei inseriert.

Bei *Ornithorhynchus* (Fig. 1 Taf. V), *Thylacinus*, einigen *Edentaten*, den von mir untersuchten *Insectivoren* (*Talpa* und *Erinaceus*), den *Prosimiae* und *Simiae* aber ist er mit dem lateralen Gastro-

cnemius verwachsen und inseriert mit gemeinschaftlicher Sehne — bei den *Insectivoren*, *Prosimiae* und *Simiae* gesellt sich auch noch der Soleus hinzu — am Tuber calcanei; und zwar verlaufen dabei die Sehnenfasern des medialen Gastrocnemius oberflächlich und lateralwärts, die des lateralen tieferliegend medialwärts.

β. Der Gastrocnemius lateralis

entspringt bei den *Monotremen* von dem schaufelförmigen Fortsatz der Fibula, bei den *Marsupialia* vom lateralen Epicondylus femoris, vom lateralen Knieband, dem lateralen Semilunarknorpel und der Fascie der Peroneusmuskeln. Eine oder die andre Ursprungsportion fehlt manchmal. Bei allen übrigen Säugern aber fand ich den Muskel ebenso konstant wie den medialen Gastrocnemius vom Femur, und zwar vom lateralen Epicondylus entspringen.

Der Ursprung von der Fibula ist augenscheinlich ein primitiver Zustand. Allmählich ascendiert der Muskel, er tritt erst auf das laterale Knieband, dann auf den Semilunarknorpel und schließlich auf den Oberschenkelknochen.

Dieselben Ursachen, wie den Popliteus, Fürst (1903), Taylor und Bonney (1905), mögen auch ihn zur Wanderung bewogen haben. (Siehe auch S. 13.)

Varietäten, die auf dieses Emporwandern hindeuten, hat Testut (1884) nicht beobachtet.

γ. Der Soleus

fehlt bei den *Monotremen* als ausgeprägter selbständiger Muskel. Ebenso bei den *Marsupialia*. Es ist aber möglich, daß jenes auf der Fascie der Peronei und mit einigen Fasern auf der Fibula zurückbleibende Muskelbündel des ascendierenden lateralen Gastrocnemius (siehe S. 18) der erste Anfang eines Soleus ist. Bei *Homo* beobachtete Gegenbaur (1899), daß der fibulare Ursprung des Soleus häufig durch ein Sehnenblatt mit dem Ursprung des Peroneus longus in Zusammenhang steht.

Bei den *Monotremen* ist aber auch von einer beginnenden Differenzierung des Soleus vom Gastrocnemius keine Rede, vielmehr muß man annehmen, daß der Soleus entweder noch undifferenziert im »lateralen Gastrocnemius« (siehe auch S. 6) steckt, oder — wenn man, wie Oppel (1896) den regressiven Entwicklungsgang bei den niedrigen Säugern für wahrscheinlicher hält — daß der Soleus mit dem lateralen Wadenmuskel (dem lateralen Gastro-

cnemius der höheren Säuger) sekundär zu dem »lateralen Gastrocnemius« der *Monotremen* verschmolzen ist.

Ein vollständiges Fehlen des Soleus habe ich nur noch bei *Talpa europaea* beobachtet.

Bei den *Edentaten* fand ich einen wohlentwickelten, ganz selbständigen Soleus, der von der Hinterseite des Capitulum und Collum fibulae entspringt, die ganze Hinterseite der Fibula deckt und mit eigner Sehne, bedeckt von den vereinigten Sehnen der beiden Gastrocnemii, am Tuber calcanei inseriert.

Bei *Erinaceus*, allen *Prosimiae* und *Simiae* ist der Soleus aber kein selbständiger Muskel mehr, sondern verbindet sich mit den beiden Gastrocnemii zum Triceps surae. Er inseriert dann entweder muskulös an der gemeinsamen Sehne der beiden Gastrocnemii oder er bildet eine eigne Sehne und vereinigt diese mit derjenigen der Gastrocnemii zu einer richtigen Achillessehne.

Nach dem Gesagten bestehen in bezug auf die Entwicklung des Triceps surae innerhalb der Säugetierreihe folgende zwei Möglichkeiten:

1) Der Triceps surae von *Homo* und den höheren Säugern ist durch Verschmelzung der Sehnen dreier ursprünglich selbständiger Muskeln entstanden (vierte Art der Muskelbildung nach Gadow (1882) = Vereinigung von Muskeln zu einem).
2) Der Triceps surae war ursprünglich ein einheitlicher Muskel und hat seine bei den hohen Säugern anzutreffende Gestalt durch Aufspaltung dieses Muskels erhalten (dritte Art der Muskeldifferenzierung nach Gadow (1882) = Längsteilung).

Ich halte den ersten Fall für wahrscheinlicher. Dafür spricht das Vorherrschen zweier selbständiger Gastrocnemii bei den niederen Säugern. Auch beim Menschen ist, wie Testut (1884) beobachtet, die Vereinigung der beiden Gastrocnemii oft nur eine scheinbare, so daß diese sich bei sorgfältiger Präparation bis zu ihrem Übergang in die Achillessehne spalten lassen.

Der Soleus entsteht zwar bei den niederen Säugern zweifellos durch Abspaltung vom lateralen Gastrocnemius, bildet aber bei vielen Säugern (*Edentaten* z. B.) erst einen ganz selbständigen Muskel, ehe er im Verlauf der weiteren Entwicklung seine Sehne mit derjenigen der Gastrocnemii zur Achillessehne vereinigt. Die vollständige Selbständigkeit des Soleus, seine Insertion mit eigner Sehne am Calcaneus wurde nach Testut (1884) bei einem Neger beobachtet. Eine bedeutend größere Selbständigkeit, als sie dem

Muskel gemeinhin zuerkannt wird, findet sich recht häufig (Testut). Dies alles sind Momente, die für meine Ansicht sprechen. Es wäre aber wünschenswert, die Frage durch weitere Untersuchungen von über den *Marsupialia* stehenden (also placentalen) Säugern noch weiter zu präzisieren.

δ + ε. Plantaris und oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis.

Auf den Plantaris der *Monotremen* möchte ich erst nach Besprechung des Muskels der andern Säugetiere zurückkommen. Hinsichtlich des Plantaris der *Marsupialia* verweise ich auf S. 32.

Bei den *Edentaten* verläuft die Sehne des starken Plantaris über den Calcaneus, meist in eine Rinne desselben eingelagert, die von der breiten Sehne der Gastrocnemii überdeckt wird. Die Sehne tritt aus der Rinne in die Planta, bildet dort nicht wie sonst eine dünne Plantarfascie, sondern eine breite sehnige Platte und teilt sich in vier Sehnen, welche von den Sehnen des Flexor fibularis durchbohrt werden. Ein von der Sehnenplatte entspringender oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis besteht nicht.

Bei *Talpa* ist das Verhalten des Plantaris ein ähnliches, nur gleitet er nicht in einer Rinne des Calcaneus wie bei den *Edentaten*, sondern stülpt sich kappenförmig, an den Rändern lose Befestigung nehmend, über das Tuber calcanei.

Auch bei *Erinaceus* wird die Plantarissehne durch zwei starke Bänder, welche zu den Malleolen verlaufen, auf dem Tuber fixiert. Die Sehne tritt dann in die Planta und setzt sich unmittelbar in den Flexor digitorum brevis fort, so daß man den Eindruck hat, als würden die Sehnenfasern des Plantaris plötzlich wieder muskulös. Die aus dem zweiten Muskelbauch hervortretenden vier Sehnen werden von den Sehnen des Flexor fibularis durchbohrt.

Bei den *Prosimiae* verhält sich der Plantaris im wesentlichen wie bei *Erinaceus*.

Bei den *Simiae* ist er sehr schwach entwickelt oder fehlt ganz. Letzternfalls entspringt der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis direkt vom Calcaneus.

Bei den *Monotremen* fehlt der Plantaris als selbständig entwickelter Muskel. Vielleicht ist er sekundär mit dem lateralen Gastrocnemius zu einem Muskel verschmolzen, bezw. er hat sich aus dem »lat. Gastrocnemius« der *Monotremen* noch nicht herausdifferenziert (vgl. S. 6).

Ein distaler Rest des Plantaris aber wird wohl durch das vom

Calcaneus entspringende, in der Sehnenscheide der vierten Zehe endigende Muskelbündel, den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis, repräsentiert.

Da es schwer fallen dürfte, auf Grund der vorliegenden Mitteilungen zu entscheiden, welcher von diesen vielen heterogenen, bei den Säugetieren vertretenen Befunden der primitivste, für den Entwicklungsgang des Plantaris Ausgang gebende ist, so halte ich es für nötig, auch einige niedrigere Wirbeltiere, ein Amphib und ein Reptil ganz in Kürze zum Vergleiche heranzuziehen.

Ein Amphib angehend führe ich Gaupps Beschreibung über den Plantaris des Frosches (1896) an:

»Das Verhalten der Plantarmuskeln zu der Aponeurose ist derart, daß der M. plantaris longus (= Gastrocnemius Ecker) vermittels der Achillessehne ganz in die Aponeurose übergeht, der Plantaris profundus (= Plantaris Ecker) sich an ihre Dorsalseite anheftet.« »Distalwärts setzt sich die Plantaraponeurose fort in vier Tendines superficiales« (eine geht nach Gaupp zum Prähallux, drei zu den medialen Zehen). »Zur vierten und fünften Zehe wird von der Plantaraponeurose kein Zipfel abgegeben; die oberflächliche Sehne wird für diese Zehen von einem besonderen, unter der Aponeurose gelegenen Muskel geliefert, dem M. flexor brevis superficialis. Er entspringt vom lig. calcanei und gibt drei Sehnenzipfel ab, von denen die beiden letzten die oberflächlichen Beugesehnen für die vierte und fünfte Zehe bilden, während die dritte sich mit der von der Aponeurose stammenden Beugesehne für die dritte Zehe verbindet. Vergleicht man das Verhalten der oberflächlichen Sehnen an den einzelnen Zehen, so liegt es nahe, den Plantaris prof. und den Fl. superf. als zusammengehörig zu betrachten. Dieser Anschauung entspricht, daß beide von demselben Nerven versorgt werden.«

Ein Reptil habe ich in *Lacerta ocellata* untersucht und folgendes gefunden:

Unter dem Gastrocnemius kommt der Plantaris hervor, an dem man zwei Schichten unterscheiden kann. Die oberflächliche geht unmittelbar in die Plantarfascie über, die tiefe bleibt bis zur Planta muskulös, hat in der Calcaneusregion eine Art Inscriptio tendinea eingelagert und setzt sich dann wieder rein muskulös, bedeckt von der Plantarfascie der oberflächlichen Schichte, in die Planta fort. Aus der Muskelmasse gehen für jede Zehe je zwei Sehnen hervor, welche die tiefe Sehne durchtreten lassen. Aber auch von der ober-

flächlich liegenden Plantarfascie gehen Sehnen aus, welche sich mit den darunterliegenden vereinigen.

Aus den hier sub δ + ε zitierten Befunden scheint mir hervorzugehen, daß der Plantaris ursprünglich, d. h. bei den niederen Wirbeltieren, ein Zehenbeuger war, der als eine sozusagen einheitliche, nur am Unterschenkel-Fußgelenk durch eine Zwischensehne unterbrochene Muskelmasse (M. digastricus) bis in die Planta verlief.

Seine weitere Entwicklung konnte nun nach zwei Richtungen erfolgen:

Entweder 1) die plantare Partie des Muskels degenerierte im Interesse einer größeren Freiheit in der Beweglichkeit der Zehen immer mehr und mehr, so wie wir auch an der Hand ein Proximalwärtswandern der Muskulatur kennen.

Oder 2) der Plantaris nahm am Calcaneus Anheftung — vielleicht besteht hier irgendwelche Beziehung zu der Art des Ganges — und teilte sich auf diese Weise in zwei voneinander mehr oder weniger unabhängige Muskeln, einen proximalen, cruralen, den Plantaris im engeren Sinne des Wortes, und einen distalen, plantaren, den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis. (Erste Art der Muskeldifferenzierung nach Gadow [1882] = Teilung in eine proximale und distale Portion.) Die erste Entwicklungsrichtung haben wir in all jenen Fällen vor uns, wo in der Literatur von einem Plantaris die Rede ist, dessen Sehnen von denjenigen des Flexor fibularis durchbohrt werden (gewöhnlich wird dann der Flexor digitorum brevis als fehlend verzeichnet), die zweite dann, wenn ein Flexor digitorum brevis als solcher beschrieben wird. Welche von beiden Richtungen vom Muskel eingeschlagen wird, hängt von Umständen ab, die sich bei näherem Untersuchen und Vergleichen vielleicht aus der Art der Funktion des Fußes, vielleicht auch direkt aus phylogenetischen Zusammenhängen erklären lassen würden.

Alle von mir verzeichneten Befunde lassen sich von jenem hypothetischen Urplantaris der niederen Wirbeltiere in der einen oder andern Richtung ableiten:

Bei *Lacerta* ist der superficielle Teil des plantaren Abschnittes zur Fascie degeneriert, der tiefe hat sich muskulös erhalten.

Bei *Rana* ist die tiefe Schicht ebenfalls muskulös geblieben, hat aber Ursprung vom Ligamentum calcanei genommen, so daß hier schon von einem Flexor digitorum brevis gesprochen werden kann, der seine Zugehörigkeit zum Plantaris aber noch deutlich zeigt.

Bei den *Monotremen* ist nur ein vom Calcaneus entspringender,

zur Sehnenscheide der vierten Zehe verlaufender Muskelteil, der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis vorhanden, während der proximale Teil des Plantaris (der Plantaris im engeren Sinne des Wortes) fehlt (siehe auch S. 39).

Bei den *Marsupialia* hat der Plantaris am Calcaneus Befestigung genommen. Der plantare Abschnitt ist entweder ganz aponeurotisch geworden, oder es haben sich in der tiefen Schicht noch muskulöse Partien erhalten. Letztere stellen dann den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis dar, der von der Plantarfascie zu entspringen scheint (siehe auch S. 33 und 34).

Bei den von mir untersuchten *Edentaten* (außer *Myrmecophaga jubata*, die einen stark entwickelten, nur oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis hat) verläuft der Plantaris ganz frei über den Calcaneus und ist in seinem ganzen plantaren Abschnitt sehnig geworden. Die Plantarfascie bildet hier der Gastrocnemius (ähnlich wie bei *Rana*). Da eine Befestigung des Plantaris am Calcaneus nicht erfolgt, so kann von einem Flexor digitorum brevis im gewöhnlichen Sinne des Wortes nicht gesprochen werden. Ebensowenig kann aber behauptet werden, daß der Flexor digitorum brevis fehlt. Die Differenzierung in den Plantaris im engeren Sinne des Wortes und den Flexor digitorum brevis ist nur ausgeblieben.

Von den *Insectivoren* zeigt *Talpa* Verhältnisse wie die *Edentaten*. Bei *Erinaceus* hat der Plantaris am Calcaneus Anheftung genommen und hat sich in der Planta noch muskulös erhalten.

Bei den *Prosimiae* besteht ebenfalls eine Anheftung am Calcaneus. Dabei ist die oberflächliche Schicht des Plantarabschnittes zur Plantarfascie geworden, die tiefe muskulös geblieben. Letztere repräsentiert den Flexor digitorum brevis, oberflächlicher Kopf. Der Plantaris im engeren Sinne ist meist schwach entwickelt im Vergleich zu dem der niederen Säuger.

Bei den *Simiae* ist der proximale Teil des Plantaris sehr schwach oder fehlt ganz. Sein Plantarabschnitt aber ist in Form der Plantarfascie und des darunter liegenden vom Calcaneus entspringenden oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis erhalten.

Beim Menschen ist der proximale Teil des Plantaris ebenfalls schwach entwickelt, kann gelegentlich ganz fehlen und zeigt den direkten Übergang in die Plantarfascie, wie ich sie noch bei *Hapale* beobachten konnte, in der Regel nicht mehr. Seine distale Portion aber, der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis, der bei allen *Simiae* noch mit dem tiefen Kopf in Verbindung tritt, um den

definitiven, vollständigen Flexor perforatus zu bilden, ist beim Menschen kräftig entwickelt, während der tiefe Kopf, vermutlich vom oberflächlichen verdrängt, in Rückbildung getreten ist.

Varietäten, die Anklänge an weit zurückliegende Entwicklungsstadien böten, sind beim Menschen, soviel ich weiß, nicht gefunden worden. Testut hat aber Fälle beobachtet, die an die Affenzeit erinnern. Der Plantaris im engeren Sinne kann nämlich, wie schon oben erwähnt, gelegentlich ganz fehlen, anderseits wieder sehr stark entwickelt sein und sich an der medialen Seite der Achillessehne in die Plantarfascie fortsetzen. Auch für den Flexor digitorum brevis verzeichnet Testut eine Varietät, die sich sehr hübsch durch die bei den Affen bestehenden Verhältnisse erklären läßt. Manchmal fehlt nämlich bei *Homo* die perforierte Sehne für die fünfte Zehe oder dieser fehlende Teil des Flexor digitorum brevis wird durch ein Muskelbündel ersetzt, das von der Sehnenplatte des tiefen Beugers entspringt. Da nun bei allen Affen der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis die medialen Zehen (manchmal zwei bis drei, manchmal nur eine von denselben), der tiefe, vom Flexor fibularis entspringende Kopf die übrigbleibenden lateralen Zehen versorgt, so kann der oberflächliche Kopf nur in der Weise über den tiefen Oberhand gewonnen haben, daß er ihn von der medialen Seite her lateralwärts verdrängt hat. Es ist also wohl erklärlich, daß dieser zuletzt verdrängte, an der fünften Zehe inserierende Teil des tiefen Kopfes des Flexor digitorum brevis am häufigsten als Varietät erscheint.

b. Tiefe Muskelgruppe

(Popliteus, Flexor tibialis, Flexor fibularis, tiefer Kopf des Flexor digitorum brevis, Tibialis posticus, Caro quadrata Sylvii, Lumbricales).

α. Der Popliteus.

Bei den *Monotremen* entspringt der Muskel von der Fibulaschaufel und inseriert an der med. Tibiakante.

Bei den *Marsupialia* entspringt er teils von dem Fibulakopf, teils schon etwas höher, vom lateralen Knieband und vom Epicondylus femoris.

Bei den *Edentaten* kann er fehlen. Wenn er vorhanden ist, dann entspringt er vom knorpligen lateralen Femurcondylus oder vom lateralen Epicondylus. Bei *Myrmecophaga* ist in seine Ursprungssehne ein Sesamknorpel eingelagert.

Bei den *Insectivoren* und allen höheren Wirbeltieren nimmt er Ursprung vom lateralen Epicondylus femoris.

Nur bei *Stenops tardigradus* fiel mir besonders auf, daß der Popliteus (ebenso der Flexor fibularis und Tibialis posticus) vom lateralen Meniscus und dem Ligamentum collaterale laterale entspringt. Taylor und Bonney sprechen auch bei *Lemur* von einem Ursprung des Popliteus von der Fibula, was ich bei meinem Exemplar nicht bestätigt fand.

Die Entwicklung des Popliteus betreffend brauche ich nur auf die Arbeiten von Fürst (1903) sowie Taylor und Bonney (1905) hinzuweisen. Sie haben an der Hand eines Materials, das auch niedrige Wirbeltiere umfaßt, bewiesen, was auch aus meinen Untersuchungen ohne weiteres zu entnehmen ist, daß der Popliteus ursprünglich ein reiner Unterschenkelmuskel war und daß er erst allmählich mit seinen Ursprungsfasern auf das Femur gewandert ist.

Testut bezeichnet den Popliteus als einen der konstantesten Muskeln, was durch die innerhalb so enger Grenzen vor sich gegangene Entwicklung wohl begründet ist. Als Varietäten erwähnt Testut das Vorhandensein eines Sesambeines in der Ursprungssehne, sowie sein gänzliches Fehlen. Eine accessorische Ursprungsportion von der Fibula, die man erwarten könnte, hat der Muskel nicht.

$\beta + \gamma$. Der Flexor tibialis und Flexor fibularis (Flexor digitorum longus und Flexor hallucis longus).

Wie der Flexor tibialis und Flexor fibularis sich bis zu dem, beim Menschen bestehenden Verhalten entwickelt haben, das ist neben der Genese des Flexor perforatus eine der schwierigst zu beantwortenden Fragen, deren Lösung aber innerhalb der Säugetierreihe zu erhoffen ist; denn erst bei den *Prosimiae* tritt ein Flexor tibialis auf, den man ohne den geringsten Zweifel als dem Flexor tibialis des Menschen homolog bezeichnen darf. Bei allen andern, unter den *Prosimiae* stehenden Säugetieren existiert nur ein tiefer Zehenbeuger, der Flexor fibularis, der an die Endphalangen sämtlicher Zehen geht, während der Muskel, den ich als Flexor tibialis auffasse, meist nur Beziehungen zu der Plantarfascie hat.

Infolge der Schwierigkeit einer richtigen Beurteilung dieser Verhältnisse finden sich in der Literatur gerade über diesen Punkt ganz widersprechende Angaben. Von kleinen Fehlern abgesehen (z. B. wenn der Flexor fibularis als Flexor digitorum bezeichnet wird, weil er alle Zehen versorgt!), können sämtliche Angaben im wesentlichen in zwei Hauptgruppen geteilt werden: Jener fragliche Muskel, der die Lage des Flexor tibialis der hohen Säuger einnimmt, der aber

keine Beziehung weder zum Flexor fibularis noch zu den Zehen hat, mit dem man nichts Rechtes anzufangen weiß, da er bei den Halbaffen, Affen und dem Menschen kein Homologon zu haben scheint, wird von den Einen als ein zweiter Tibialis posticus bezeichnet (der Flexor tibialis wird dann als fehlend, oder noch undifferenziert und im Flexor fibularis enthalten angenommen), von den Andern als Flexor tibialis, allerdings ohne jedwede weitere Begründung, aufgefaßt.

Bei den *Monotremen* besteht ein starker Flexor fibularis, der an die Endphalangen sämtlicher Zehen geht. Der bedeutend schwächere Flexor tibialis zeigt gar keine Beziehung zu ihm, sondern inseriert an der Fascie des medialen Fußrandes, in die eine Knorpelplatte eingelagert ist. Diese Knorpelplatte, die bei manchen Tieren verknöchert, findet sich fast konstant in der Endsehne und bildet ein Merkmal, an dem der Muskel schon bei oberflächlicher Betrachtung leicht wiederzuerkennen ist.

Die *Marsupialia*, welche nach Weber (1904) und andern Autoren durch die Verschiedenheit ihrer Form und Lebensweise in Australien gewissermaßen die *Monodelphia* der übrigen Erde vertreten, carnivore, insectivore, herbivore, fliegende, kletternde, grabende, springende Arten bilden, zeigen in bezug auf ihre Unterschenkel- und Fußmuskeln die inkonstantesten und interessantesten Verhältnisse. Hier können wir bei einigen Formen eine Entwicklung bis zu frappierender Höhe beobachten, bei andern so primitive Zustände finden, daß man die Befunde kaum miteinander in Einklang zu bringen vermag. Es dürfte eine der interessantesten Aufgaben sein, diese Tierabteilung im Detail zu studieren und den Causalnexus aufzuklären, welcher zwischen dieser Fülle von Formvarietäten und der Verschiedenheit der Lebensweise der Tiere besteht. Man fände da vielleicht den Schlüssel zu manchen Fragen, die uns rätselhaft sind; denn besser, als die schon recht abseits entwickelten *Monotremen*, scheinen mir manche *Marsupialia* Übergänge zwischen den Verhältnissen der Reptilien und der höheren Säuger zu bilden. Die oben (S. 26 und 33) gegebene Charakteristik des Flexor tibialis der verschiedenen *Marsupialia* zeigt wohl genügend, daß an seiner Homologie mit dem Flexor tibialis der *Primaten* keine Zweifel mehr bestehen können.

Bei den *Edentaten* verläuft der Flexor fibularis ebenfalls zu den Endphalangen der Zehen, während der viel schwächere Flexor tibialis in der Plantarfascie des medialen Fußrandes, die ein Sesam-

bein enthält, inseriert. Bei *Orycteropus aethiopicus* aber schickt die Sehne des Flexor tibialis nur einen Teil ihrer Masse zur Plantarfascie, der andre Teil vereinigt sich mit der Sehne des Flexor fibularis.

Insectivoren: Bei *Talpa* inseriert der Flexor tibialis an einem Knorpelstäbchen, das durch die Plantarfascie an den medialen Fußrand angeheftet wird; bei *Erinaceus* läuft die Sehne ebenfalls in die Plantarfascie aus, ist aber hier bis in die Sehnenscheide der Großzehe zu verfolgen. Der Flexor fibularis, der den Flexor tibialis bedeutend an Stärke übertrifft, inseriert an den Endphalangen sämtlicher Zehen.

Bei den *Prosimiae* und *Simiae* sind Flexor fibularis und Flexor tibialis zwei ungefähr gleichwertige Muskeln. Jeder gibt 2—5 Sehnen ab. Eine Verbindung der Endsehnen besteht insofern, als sich je eine Sehne des Flexor tibialis mit einer des Flexor fibularis zu der gemeinschaftlichen perforierenden Sehne vereinigen kann. Alle nur irgend möglichen Variationen habe ich dabei vertreten gefunden. Konstant war nur, 1 daß die Sehne für die fünfte Zehe fast ausschließlich ich fand nur eine Ausnahme vom Flexor tibialis abgegeben wird, und 2 daß der Flexor fibularis immer eine Sehne zum Hallux abgibt, zu der allerdings der Flexor tibialis sehr oft einen kleineren oder größeren Anteil hinzufügt. Aus diesem Befund ist das Bestreben einer Überkreuzung der Sehnen ohne weiteres ersichtlich. Beim Menschen sind die Beziehungen der beiden Sehnen zueinander in den bekannten Arbeiten von Turner 1865, F. E. Schultze 1867 und andern hinreichend studiert, so daß ich auf diese verweisen kann.

Auch Testut bezieht sich in der Angabe der bei Flexor fibularis und Flexor tibialis vorkommenden Varietäten hauptsächlich auf die obenerwähnten Arbeiten, aus welchen genau hervorgeht, wieviele und welche Zehen, prozentual genommen, der Flexor fibularis, wieviele und welche der Flexor tibialis versorgt. Die Tatsache, daß der Flexor fibularis beim Menschen nie eine Sehne zur fünften Zehe abgibt, steht mit den Befunden, die ich bei den Affen zu verzeichnen habe, in vollständigem Einklang.

Varietäten, die an tiefere Entwicklungsstadien erinnern könnten, hat Testut augenscheinlich nicht beobachtet. Nach Gegenbaur 1899 fehlt zuweilen jede Verbindung, und die Sehnen beider Muskeln verlaufen, wenn auch durch die bezüglichen Sehnenscheiden an ihrer Kreuzungsstelle vereinigt, aneinander vorüber.

Die Ontogenie bietet insofern interessante Anhaltspunkte, als nach Bardeen (1907) die beiden Muskeln getrennt angelegt werden. Nach alledem findet die öfter vertretene Ansicht, der Flexor tibialis sei durch direkte Abspaltung eines medialen Muskelabschnittes des Flexor fibularis entstanden, keine Stütze.

Vielmehr scheint mir sicher, daß Flexor fibularis und Flexor tibialis bei den niedersten Säugern zwei voneinander vollständig unabhängige Muskeln sind. Der Flexor fibularis inseriert dort an den Endphalangen sämtlicher Zehen und ist ein Zehenbeuger, während der bedeutend schwächere Flexor tibialis in der Plantarfascie endet und als Spanner derselben fungiert. Im Laufe der Zeit gewinnt aber der Flexor tibialis Beziehung zu der Sehne des Flexor fibularis, erstarkt immer mehr und mehr und verdrängt den Flexor fibularis derart, daß dieser in der Hauptsache ein Beuger des Hallux (nur nebensächlich der darauffolgenden Zehen) wird, während sich der Flexor tibialis zum eigentlichen Beuger der vier übrigen Zehen macht; seine Teilsehnen (mit Ausnahme der für die fünfte Zehe bestimmten) werden aber fast durchweg durch solche des Flexor fibularis verstärkt.

δ. Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis.

Bei den *Monotremen* liegt der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis neben dem oberflächlichen, entspringt in der Planta von der Sehne des Flexor fibularis und inseriert an der Sehnenscheide der zweiten und dritten Zehe, ohne irgendwelche Verbindung mit dem oberflächlichen Kopf zu zeigen.

Bei den *Marsupialia* kann er verschieden hoch von der Sehne des Flexor fibularis entspringen, ja sein Ursprung kann sogar vom Muskelteil des Flexor fibularis erfolgen (*Trichosurus vulpecula*). Er kann einerseits ganz schwach entwickelt, anderseits aber auch so kräftig sein, daß er alle vier Zehen versorgt, so daß er allein den Flexor perforatus darstellt. Manchmal vereinigt er sich mit dem oberflächlichen Kopf, in andern Fällen nicht.

Bei den von mir untersuchten *Edentaten* und *Insectivoren* fehlt er.

Bei *Prosimiae* und *Simiae* entspringt er, da eine Verbindung zwischen den Sehnen des Flexor fibularis und des Flexor tibialis besteht, von den Sehnen beider Muskeln, manchmal sogar nur von der des oberflächlicher verlaufenden Flexor tibialis. Bei den *Prosimiae* und *Simiae* habe ich die beiden Köpfe immer miteinander in Verbindung treten sehen.

Wenn man nun nach diesen Ausführungen die oberflächliche und tiefe Partie des Flexor digitorum brevis im Zusammenhang, als einen Muskel betrachtet, so ergibt sich in bezug auf seine Entwicklung folgendes:

Der Flexor digitorum brevis s. perforatus der niederen Säuger besteht aus zwei Köpfen, einem oberflächlichen, der sich vom Plantaris (s. S. 41) ableiten läßt, und einem tiefen, der von der Sehne des Flexor fibularis entspringt. Diese beiden Köpfe stehen in alternierendem Verhältnis zueinander; wenn der eine erstarkt, so wird der andre entsprechend schwächer. In ihre Arbeit teilen sie sich immer so, daß der oberflächliche die medialen, der tiefe die lateralen Zehen zu versorgen pflegt (*Ornithorhynchus* bildet eine Ausnahme, indem hier der oberflächliche Kopf die vierte, der tiefe die zweite und dritte versorgt). Manchmal fehlt der oberflächliche Kopf, dann versorgt der tiefe alle Zehen. (Der Hallux ist selbstverständlich ausgenommen.) Manchmal fehlt der tiefe Kopf, dann repräsentiert der oberflächliche allein den Perforatus. Nur ein tiefer, vom Flexor fibularis entspringender Flexor perforatus findet sich bei einigen *Marsupialia* (s. S. 34). Dagegen fehlt der tiefe Kopf bei den von mir untersuchten *Edentaten* und *Insectivoren*, sowie bei *Homo*.

Bei allen andern von mir untersuchten Säugern setzt sich der Flexor perforatus aus beiden Köpfen zusammen. Die Innervation dieser Köpfe ist ganz inkonstant. Bei den *Monotremen* und den von mir untersuchten *Marsupialia* werden beide Köpfe vom N. plantaris medialis, bei *Myrmecophaga* z. B., wo nur der oberflächliche Kopf erhalten ist, wird dieser vom N. plantaris lateralis und medialis versorgt. Ebenso beteiligen sich bei den *Prosimiae* und *Simiae* meist beide Äste an der Innervation des dort zweiköpfigen Flexor digitorum brevis, manchmal allerdings so, daß der vom Calcaneus entspringende oberflächliche Kopf nur vom N. plantaris medialis, der tiefe, vom Flexor fibularis entspringende, nur vom N. plantaris lateralis versorgt wird (*Hylobates*). —

Nun noch einige Worte über das Zustandekommen der Perforation der Sehnen des Flexor digitorum brevis durch den von Flexor fibularis oder Flexor tibialis + Flexor fibularis repräsentierten Flexor perforans.

Diese merkwürdige Erscheinung, daß eine Sehne, um die ihr zukommende Insertionsstelle zu erreichen, die ihr im Wege liegende

Sehne eines andern Muskels durchbohrt, hat schon mannigfache Deutungen gefunden.

So erklärt sie Bardeleben (1890, folgendermaßen: »Die bisher etwas rätselhafte Durchbohrung der Flexorensehnen läßt sich durch Vergleichung verschiedener Stadien dieses Prozesses verstehen. Die Sehnen eines oberflächlichen Muskels, z. B. des Palmaris oder des Flexor sublimis werden rudimentär, indem sie dünner, flacher werden, ihre distinkte Insertion breitet sich aus, verwischt sich. So kann eine Sehne zu einer Sehnenscheide werden oder sie kann sich in zwei (oder mehr) Sehnenzipfel, -streifen spalten (M. Fürbringer). Im ersten Fall umhüllt sie die tiefere Sehne oder verschmilzt mit ihr, im zweiten läßt sie dieselbe hindurchtreten. Sie wird durchbohrt. Solche Veränderungen gehen, wie Vergleiche durch die Säugetierreihe lehren, bei verschiedenen Muskeln vor sich, sie sind insbesondere am Flexor digitorum superficialis und Flexor profundus nachweisbar.« Leider ist aus Bardelebens Arbeit nicht ersichtlich, auf welche Befunde er seine Ansicht gründet, ebensowenig gibt er an, für welche Muskeln und in welchem Zusammenhange M. Fürbringer von der Umwandlung einer Sehne in eine Sehnenscheide usw. spricht.

Perrin (1897), der seine Resultate auf Untersuchungen von Sauriern und Batrachiern gründet, führt die Perforation auf das verhältnismäßig späte Auftreten des »Flexor digitorum sublimis« (Perforatus) in der Tierreihe zurück. Infolge seiner oberflächlichen Lage »les tendons de ce muscle ne peuvent atteindre les segments qu'ils doivent fléchir qu'en se divisant en deux branches, qui entourent les tendons du muscle sous-jacent. De là un muscle perforant et un muscle perforé«.

Diesen beiden, von Bardeleben und Perrin vertretenen Ansichten, die augenscheinlich nur als Hypothesen aufgefaßt werden wollen, möchte ich folgende Befunde entgegenhalten:

Bei den *Monotremen* (S. 7, 8, 14 und 16) geht die Sehne des Flexor digitorum brevis unmittelbar in die Sehnenscheide für den tiefen Flexor über. Bei Eröffnung der Sehnenscheide zeigt es sich, daß diese an ihrer Innenfläche vollständig glatt ist (s. Fig. 1 Taf. V).

Bei *Dasyurus hallucatus* geht die Sehne ebenfalls, wie bei den *Monotremen*, in die Vagina für die tiefe Sehne über, die Innenfläche der Scheide ist aber nicht glatt, sondern zeigt das S. 24 beschriebene Verhalten (s. auch Fig. 3 Taf. V).

Ähnlich bei *Myrmecophaga jubata* aus der *Edentaten*-Gruppe: Auch hier wird die Sehne des Flexor digitorum brevis in der Gegend des Metatarso-Phalangealgelenkes breiter und geht nach und nach in die Sehnenscheide für die tiefe Flexorsehne über. Auf diese Weise gewinnt man den Eindruck, als bilde die am Metatarso-Phalangealgelenk noch plane Sehne über den Phalangen einen Cylindermantel um die tiefe, der nur ungefähr über der Endphalanx eine ovale Öffnung zeigt (s. Fig. 6 Taf. VI zweite Zehe). Bei Längsspaltung der Vagina (s. Fig. 6 Taf. VI dritte und vierte Zehe, sowie Fig. 7 Taf. VI) und Aufklappen derselben nach beiden Seiten zeigt es sich, daß an der Sehnenscheide zwei Lagen unterschieden werden können, welche proximal miteinander verwachsen sind, distalwärts sich aber mehr und mehr voneinander isolieren lassen. Die innere Lage wird durch zwei Sehnenstränge repräsentiert, welche nach der Tiefe (dorsalwärts) konvergieren, die tiefe Sehne umfassen und sich hinter derselben vereinigen, um zum Teil an der ganzen Länge der zweiten Phalanx zu inserieren, zum Teil in das Mesotenon der tiefen Sehne überzugehen.

Die äußere Lage, die hauptsächlich über der Grundphalanx fest mit der inneren verwachsen ist, bildet rings um die tiefe Sehne und die oben beschriebene innere Scheidenlage einen vollständigen, nur über der ersten Phalanx unterbrochenen Schlauch, welcher direkt mit dem Periost zusammenhängt, aber mit einzelnen Fasern auch auf die Dorsalseite der Zehen übergeht.

Diese Befunde geben den Fingerzeig zu folgender Deutung: Ursprünglich inseriert der Flexor digitorum brevis an der Sehnenscheide, die sich der tiefe Muskel durch sein Gleiten aus dem umgebenden Bindegewebe geschaffen hat. Durch den Zug des Flexor digitorum brevis an dieser Sehnenscheide bildet sich ein Teil der Sehnenscheide in der Zugrichtung nach und nach zu strafferem Bindegewebe (mit längsgerichteten Fibrillen), also zu sehnigen Zügen aus, welche je nach Inanspruchnahme des Muskels mehr und mehr erstarken. Der übrigbleibende, dem direkten Zuge nicht ausgesetzte Teil dieser Sehnenscheide bleibt seiner Gewebsstruktur nach unverändert und umhüllt nun beide Sehnen, die tiefe und die oberflächliche.

Bei *Dasypus hallucatus*, *Myrmecophaga jubata* und *Orycteropus aethiopicus* (bei dem diese Verhältnisse wegen der Größe des Objektes besonders leicht zu studieren sind) treffen wir ein Stadium, bei welchem dieser enge Zusammenhang zwischen Sehnen des Flexor digitorum brevis und der Sehnenscheide noch auf der Hand liegt.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung emanzipiert sich dann wahrscheinlich der Flexor digitorum brevis im Interesse einer größeren Freiheit seiner Beweglichkeit vollständig von der Sehnenscheide, so daß wir dann den, bei den höheren Säugern anzutreffenden Befund ohne weiteres vor uns haben.

Nach alledem bin ich also zu dem direkt entgegengesetzten Resultat wie Bardeleben gelangt. Während Bardeleben in der Perforation eine Degenerationserscheinung sieht, erblicke ich in derselben eine besonders raffinierte Differenzierung in progressivem Sinne.

ε. Der Tibialis posticus

zeigt innerhalb der Säugetierreihe ein so konstantes Verhalten, daß von einer »Entwicklung« des Muskels gar keine Rede sein kann. Testut hat auch dementsprechend nur sehr wenige, recht bedeutungslose Varietäten verzeichnet.

Rosenfeld (1898) hat sich mit der Untersuchung dieses uninteressanten Muskels näher beschäftigt. Die Insertion am Naviculare spricht er als Typus an und unterscheidet Varietäten des Muskels, z. B. eine Spaltung der Sehne, mit Insertion eines Zipfels am Cuneiforme I.

ζ. Die Caro quadrata Sylvii

ist ein Gebilde, für dessen Entwicklung meine Untersuchungen mir keinen Aufschluß gegeben haben. Sie ist bei den *Monotremen* ungefähr in derselben Form vorhanden, wie bei *Homo*; bei den *Marsupialia*, ebenso bei den anthropoiden Affen fehlt sie vollständig. Für Gegenbaurs Ansicht (1899), sie sei als »eine herabgerückte Ursprungsportion eines auch den Flexor fibularis mitbegreifenden Flexor digitorum longus« aufzufassen, habe ich keinen Anhaltspunkt gefunden. Nach Eisler (1895) entspringt der Muskel schon bei den Urodelen rein plantar.

η. Die Lumbricales

sind entweder einfach oder doppelt vorhanden, entspringen aus den von den Sehnen des Flexor fibularis, bzw. Flexor fibularis + Flexor tibialis gebildeten Winkeln und inserieren an den tibialen Seiten der Sehnenscheiden, von wo aus sie sich meist in die Dorsalaponeurose der vier lateralen Zehen fortsetzen, wenn sie einfach vertreten sind. Wenn sie aber verdoppelt sind, dann treten sie von der lateralen und medialen Seite an die Flexorscheide der zweiten, dritten

und vierten Zehe heran. Die fünfte Zehe bekommt nur einen Muskel, der an der tibialen Seite in die Sehnenscheide übergeht. Bei Verdoppelung der Lumbricales besteht bei den von mir untersuchten Exemplaren kein Übergang in die Dorsalaponeurose.

Alle beim Menschen beobachteten Varietäten der Lumbricales lassen sich aus dieser bei den *Marsupialia* vorkommenden Verdoppelung der Lumbricales verstehen, sowohl der Übergang sämtlicher Lumbricales in die Dorsalaponeurose von der medialen Seite der Finger her, als auch die manchmal vorkommende »Spaltung« eines Lumbricalis. Den ersteren Befund hat Korsch (1898) — allerdings an der Hand von *Homo* — in 39%, den zweiten in 35% Fällen beobachtet.

Die Vermutung, es hätte ursprünglich ein Zusammenhang zwischen Caro quadrata Sylvii und den Lumbricales bestanden, legte mir das Verhalten dieser beiden Muskeln bei *Myrmecophaga jubata* nahe (s. Fig. 6 Taf. VI).

Die Caro quadrata Sylvii ist dort ein breiter Muskel, der vom Flexor digitorum brevis bedeckt wird. Er entspringt von dem distalen Drittel der Unterseite des langgestreckten Calcaneus und verläuft schräg medialwärts über die Sehnenplatte des Flexor fibularis hinweg. Der mediale Teil seiner Muskelfasern endet in einer kurzen gedrungenen Sehne, welche mit der für die erste Zehe bestimmten Sehne des Flexor fibularis verschmilzt. Die übrige Muskelmasse inseriert fleischig an den für die zweite und dritte Zehe bestimmten Sehnen des Flexor fibularis.

Von den Lumbricales, die zu viert vorhanden sind, entspringen der erste und zweite von der Plantarseite der von Caro quadrata Sylvii und Flexor fibularis gebildeten Sehne, der zweite mit wenigen Fasern außerdem von der für die zweite Zehe bestimmten Sehne des Flexor fibularis. Der dritte Lumbricalis scheint eine direkte Fortsetzung der Caro quadrata Sylvii zu sein, er entspringt aber mit einigen Fasern auch aus dem Winkel, welchen die dritte und vierte Sehne des Flexor fibularis bilden. Der vierte Lumbricalis entspringt von der Sehnenplatte des Flexor fibularis, dicht vor der Teilung in die vierte und fünfte Sehne.

Die Insertion der vier Lumbricales erfolgt wie gewöhnlich an der tibialen Seite der Sehnenscheide. Die medialen drei fand ich vom N. plantaris medialis, den lateralen vom N. plantaris lateralis versorgt.

Das Auffallende im Verhalten dieser Muskeln ist der Umstand, daß die Caro quadrata Sylvii nicht wie gewöhnlich an der Kante

oder der Platte der Sehne des Flexor fibularis inseriert, sondern daß sie über diese Sehnenplatte hinweg distalwärts verläuft, um zum Teil an der Teilungsstelle der Sehne des Flexor fibularis zu inserieren, zum Teil in die Lumbricales überzugehen, zum Teil eine eigne Sehne zu bilden, die sich mit der ersten Sehne des Flexor fibularis vereinigt.

Nach alledem zeigt also die Caro quadrata bei *Myrmecophaga jubata* unleugbare Beziehungen zu den Lumbricales.

Trotz der sehr naheliegenden Deutung dieses Befundes in dem oben erwähnten Sinne möchte ich aber nichtsdestoweniger mit bestimmten Behauptungen vorsichtig sein, ehe ich nicht noch bei andern Tieren Anhaltspunkte für eine Entwicklung in dieser Richtung gefunden habe.

Schlußwort.

In der vorliegenden Arbeit, die eine Art Gegenstück und Ergänzung zu den beiden Ruge'schen Arbeiten »Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuße der Säugetiere« (1878 I) und »Entwicklungsvorgänge an der Muskulatur des menschlichen Fußes« (1878 II) bilden soll, hoffe ich etwas zur Aufklärung der Phylogenie der Flexorengruppe beigetragen zu haben.

Ich bin mir dessen wohl bewußt, wie schwer und gewagt es ist, phylogenetische Entwicklungsreihen aufzustellen. Mancher Befund, den ich zum Punctum fixum, zum Ausgangspunkte einer solchen Reihe gemacht habe, ist vielleicht ein sekundär, durch eine Art Degeneration primitiv gewordener, manches andre Glied jener Reihe etwa nur eine der jeweiligen Funktion, der Lebensweise oder andern Momenten angepaßte Umbildung. Trotzdem fühle ich mich zu meinen Schlußfolgerungen berechtigt, weil die sekundäre Vereinfachung im allgemeinen nur ein Rückgehen zu jenen Entwicklungsstufen ist, auf denen der genetische Status quo ante seiner Zeit vorschritt, und weil, sofern durch Lebensverhältnisse eine sekundäre Umbildung zustande kommt, diese Umbildung natürlicherweise jenem Zustand zustrebt, welchen diese Lebensverhältnisse als den einfachsten und daher vollkommensten in der homologen primären Bildung schaffen. Selbstverständlich ist diese letztere Kategorie von Befunden mit ungleich größerer Vorsicht zu verwerten als die erste, und ich habe mich deshalb in allen Fällen, wo ich solche vor mir zu haben glaubte, nur auf Vermutungen oder Alternativen beschränkt.

So hoffe ich, daß meine Deduktionen, von welchen manche auf den ersten Blick vielleicht etwas kühn erscheinen — die Ableitung des Soleus und Plantaris vom lateralen Gastrocnemius, des menschlichen Flexor digitorum brevis vom Plantaris, meine Ausführungen über die Entwicklung des Flexor tibialis, über das Zustandekommen der Sehnenverbindung zwischen Flexor tibialis und Flexor fibularis, über die Entstehung der Perforation von Flexor perforatus durch den Flexor perforans u. a. — sich als zu Recht bestehend erweisen.

Zum Schlusse fühle ich mich veranlaßt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Hofrat Professor Dr. Fürbringer, für die Anregung zu dieser Arbeit, für die Überlassung des reichlichen, zum Teil sehr kostbaren Materials, sowie für das große Interesse und Wohlwollen, daß er meinen Untersuchungen entgegengebracht hat, vielmals und herzlichst zu danken.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1826. Joh. Friedr. Meckel, Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lipsiae.

1842. Rich. Owen, Monotremata. Todds Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. III. London 1839—1847. pag. 366—407.

1865. William Turner, On variability in human structure with illustrations from the flexor muscles of the fingers and toes. Transactions of the Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. XXIV.

1866. St. George Mivart, On the Anatomy of Echidna hystrix. Transactions of the Linnean Society of London. Vol. XXV. pag. 379—403.

1867. Franz Eilhardt Schulze, Die Sehnenverbindungen in der Planta des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XVII. Heft 1. S. 1—22.

1871. Elliot Coues. On the Myology of the Ornithorhynchus. Proc. of the Essex Instit. Vol. VI. pag. 127—173.

1872. —— On the Osteology and Myology of Didelphys virginiana. Mem. Boston Soc. nat. hist. Vol. II. pag. 41—154.

1874—1900. Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs. Bd. Säugetiere. Leipzig.

1878 I. Georg Ruge, Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuss der Säugethiere. Morph. Jahrbuch. Bd. IV. S. 592—643.

1878 II. —— Entwicklungsvorgänge in der Muskulatur des menschlichen Fusses. Morph. Jahrbuch. Bd. IV. Suppl. S. 644—659.

1882. D. J. Cunningham, Report on some points in the Anatomy of the Thylacine (Thylacinus cynocephalus), Cuscus (Phalangista maculata) and Phascogale (Phascogale calura) collected during the Voyage of H. M. S. Challenger in the years 1873—1876.

1882. Hans Gadow, Observations in comparative myology-Journal of Anatomy and Physiology (Humphry, Turner). XVI. pag. 493—514.

1882. A. H. Young, The musc. anatomy of the Koala (Phascolarctos cinereus). Journal of Anatomy and Physiology (Humphry, Turner). Vol. XVI. pag. 217—242.

1882—1883. G. E. Dobson, On peculiar structures in the feet of certain species of mammals. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XVII. pag. 142—179.

1884. L. Testut, Les anomalies musculaires chez l'homme. Paris.

1885. B. A. Sidebotham, Myology of the Water Opossum Chironectes variegatus). Proc. Zool. Soc. London. pag. 6—22.

1886/1887. Alex. Maccormick, The myology of the limbs of Dasyurus viverinus. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XX. pag. 103—137.

1886/1887. E. Selenka, Das Opossum (Didelphys virginiana). Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. 4. Heft. 1. Hälfte. Wiesbaden. S. 101—132.

1889. Charlotte Westling, Anatomische Untersuchungen über Echidna. Bihang till Kongl. Svenska Vetenshaps Akademiens Handlingar. Stockholm. Bd. XV. Afd. 4. No. 3. 71 pag.

1890. Karl Bardeleben, Über die Hand- und Fußmuskeln der Säugetiere. Anatom. Anzeiger. 5. Jahrg. S. 435—444.

1891. Leche, Beitrag zur Anatomie des Myrmecobius fasciatus. Verh. Biol. Ver. Stockholm. Bd. III. S. 120—126.

1894. Ernst Goeppert, Der Musc. obl. sup. oculi der Monotremen. Morph. Jahrbuch. Bd. XXI. S. 68—151.

1894. T. Manners Smith and Beddard, On some points in the Anatomy of Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. London. pag. 694—715.

1894. F. G. Parsons, On the Morphology of the Tendo Achillis. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XXVIII. pag. 414—418.

1895. P. Eisler, Die Flexores digitorum. Verh. Anat. Ges. 9. Vers. in Basel. S. 135—144.

1895. Georg Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zum Marsupial- und Mammarapparat. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 75—153.

1896. Herm. Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 301—366.

1896. E. Gaupp, Anatomie des Frosches. Anatom. Anzeiger. Jena. Bd. XI. S. 193—222.

1896. F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Monotremen. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 189—243.

1896 I. A. Oppel, Über den Magen der Monotremen, einiger Marsupialia und von Manis javanica. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 275—300.

1896 II. —— Über den Darm der Monotremen usw. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 403—433.

1896. F. G. Parsons, On the Anatomy of Petrogale xanthopus compared with that of other Kangaroos. Proc. Zool. Soc. London. pag. 159—192.

1897. A. Perrin, Muscle perforé de la main. Son apparation dans la série animal. Compt. Rend. Tome 125. pag. 46—48.

1897. Th. Ziehen. Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialia. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. III. S. 1—187.
1898. Fr. Kopsch. Die Insertion der Mm. lumbricales an der Hand des Menschen. Internat. Monatshefte für Anat. und Phys. Bd. XV. S. 70—77.
1898. Fritz Römer. Studien über das Integument der Säugetiere. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. III. S. 189—241.
1898. H. Rosenfeld. Zur vergleichenden Anatomie des M. tibialis posticus. Anatomische Hefte. 1. Abteilung. Bd. XI. S. 359—390.
1899. C. Gegenbaur. Lehrb. der Anat. des Menschen. 7. Aufl. Leipzig. Bd. I.
1901. Alezais. Les muscles du membre postérieur du Kangourou (Macropus Benneti). Comptes Rendus Soc. Biol. Paris. Tome 53. pag. 971—972.
1901. Ernst Göppert. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. III. S. 533—634.
1903. Carl M. Fürst. Der Musculus popliteus und seine Sehne. K. fysiogr. Sällsk. Handl. Lund. Bd. XIV. 134 pag.
1904. Albertina Carlsson. Zur Anatomie des Notoryctes typhlops. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XX. Abteilung Morphologie. S. 81—122.
1904. Max Weber, Die Säugetiere. Jena.
1904. J. P. Mc. Murrich. The phylogeny of the crural flexors. The American Journal of Anatomy. Baltimore. Vol. IV. pag. 33—76.
1905. Gordon Taylor and Victor Bonney. On the homology and morphology of the Popliteus muscle. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XL. pag. 34—50.
1907. Charles R. Bardeen. Development and variation of the nerves and the musculature of the inferior extremety etc. in man. The American Journal of Anatomy. Baltimore. Vol. VI. No. 3. pag. 259—390.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V und VI.

Die reproduzierten Präparate sind durchweg mit Hilfe der Braus-Drüner-schen Lupe hergestellt, welche mir, besonders bei Untersuchung feiner Nervenäste, ausgezeichnete Dienste geleistet hat.

Fig. 6 und 7 sind von Fräulein Else Reiss, die übrigen Zeichnungen von mir angefertigt.

Gemeinsame Bezeichnungen:

a, *b*, *c* = Strang *a*, *b*, *c* (s. Text S. 10 ff.),
br. brevis,
Calc. Calcaneus,
com. communicans,
C.qu.S. Caro quadrata Sylvii,
d. digiti, digitorum,
fib. fibularis,
Fl. Flexor,
Gc. Gastrocnemius,
Kl.Z.M. Kleinzehenmuskel,
l. lateralis,
Lumbr. Lumbricales,
m. medialis,
N. Nervus,
p. posticus,
prof. profundus,
Pl., *pl.* Plantaris, plantaris,
Popl. Popliteus,
Sp. Sporn,
sup. superior,
Tib., *tib.* Tibialis, tibialis,
Vag. Vagina,
* Sesambein bzw. Knorpel.

Tafel V.

Fig. 1. Unterschenkel und Fuß von *Ornithorhynchus anatinus*. 5/4 der nat. Größe. Der mediale Gastrocnemius ist knapp an seinem Ursprunge abgeschnitten und lateralwärts geschlagen, so daß der darunter liegende Popliteus, Flexor tibialis, Flexor fibularis und Tibialis posticus sichtbar werden.

An Zehe I, III, IV und V ist die Sehnenscheide uneröffnet, an Zehe II der Länge nach gespalten und die beiden Teile nach den beiden Seiten geschlagen. Ein Stück der Sehne des Flexor fibularis ist reseziert, damit die vollständig glatte Innenfläche der Vagina gut sichtbar wird.

Fig. 2. Unterschenkel und Fuß von *Didelphys cancrivora*. 2/1 der nat. Größe. Der mediale Gastrocnemius wie in Fig. 1. Der laterale Gastrocnemius ist vom Plantaris isoliert und etwas lateralwärts gezogen.

Aus der Plantarfascie ist die Mittelpartie reseziert, damit der darunter liegende Flexor digitorum brevis sichtbar wird. An Zehe IV ist die Sehnenscheide ganz abpräpariert zwecks Demonstration der vollständig wie bei den höheren Säugern ausgebildeten Perforation.

Fig. 3. Unterschenkel und Fuß von *Dasyurus hallucatus*. 5/4 der nat. Größe. Der mediale Gastrocnemius wie in Fig. 1 und 2. Der Plantaris ist in seiner Verbindung mit dem Calcaneus gelöst und in seinem distalen Teil medialwärts umgeschlagen, so daß man den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis von der Plantarfascie entspringen sieht.

Der N. plantaris lateralis und medialis sind nach Abgabe der Muskeläste für den Flexor digitorum brevis und den Kleinzehenmuskel abgeschnitten.

Die Sehnenscheide von Zehe III (der rudimentäre Hallux als I. Zehe gezählt) ist längs gespalten und nach beiden Seiten aufgeklappt. Ein Stück der Sehne des Flexor fibularis ist reseziert.

Fig. 4 stellt den Flexor digitorum brevis der Fig. 3 sowie die dort verlaufenden Nerven in doppelter Größe dar.

Tafel VI.

Fig. 5. Unterschenkel von *Trichosurus vulpecula*. Größe 1/1. Ein Stück des medialen Gastrocnemius ist reseziert, das erhaltene proximale Stück nach aufwärts geschlagen, die distale Sehne ungefähr in situ erhalten. Lateraler Gastrocnemius und Plantaris sind etwas lateralwärts gezogen. Die Plantarfascie ist abpräpariert, die Sehnen des Flexor digitorum brevis, sowie die Nerven Plantaris lateralis und Plantaris medialis sind abgeschnitten.

Fig. 6. Fuß von *Myrmecophaga jubata*. Größe 1/1. Die Plantarfascie ist abpräpariert, der Flexor digitorum brevis am Metatarsophalangealgelenk abgeschnitten. An der zweiten Zehe sieht man die Sehne des Flexor digitorum brevis in die uneröffnete Sehnenscheide übergehen. An der dritten und vierten Zehe ist die Sehnenscheide eröffnet und nach beiden Seiten aufgeklappt. Ein Stück der Sehne des Flexor fibularis ist reseziert. An der fünften Zehe ist die Sehnenscheide ebenfalls eröffnet, die Sehne des Flexor digitorum brevis ganz herausgelöst.

Fig. 7 stellt eine 2,5fache Vergrößerung der vierten Zehe aus Fig. 6 dar.

Lebenslauf.

Geboren am 21. August 1878 zu Laibach als Tochter des K. K. Obergeometers Konrad Zaff, röm.-kath. getauft, besuchte ich die Volksschule zu Loitsch, das Institut Huth zu Laibach, das K. K. Lehrerinnenseminar ebendaselbst und bestand im Jahre 1897 das Lehrerinnenexamen. Durch Heirat Reichsdeutsche geworden, legte ich im Jahre 1903 am Kgl. Preuß. Gymnasium Hanau die Reifeprüfung ab und widmete mich dem Studium der Medizin an der Universität Heidelberg. Ich bestand hierselbst im Sommersemester 1905 die ärztliche Vorprüfung und im Sommersemester 1908 das ärztliche Staatsexamen.

Erna Glaesmer.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

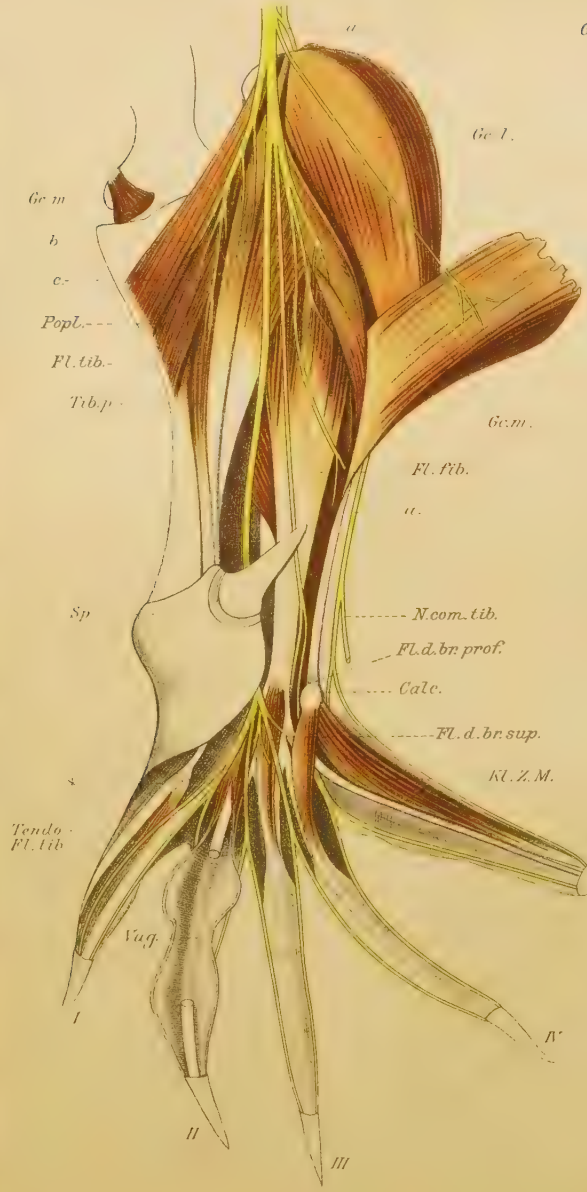

a
Ge. l.
Ge. m
b
c
Popl.
Fl. tib.
Tib. p
Ge. m.
Fl. fib.
a.
Sp
N. com. tib.
Fl. d. br. prof.
Calc.
Fl. d. br. sup.
Kl. Z. M.
Tendo Fl. tib
Vag.
I
II
III
IV
V

Fig. 1.

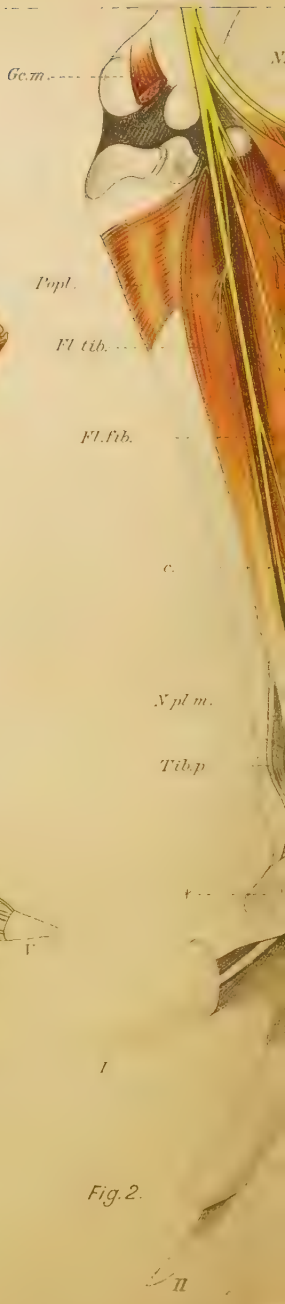

Ge. m.
Popl.
Fl. tib.
Fl. fib.
c.
N. pl. m.
Tib. p
I
II

Fig. 2.

STANFORD LIBRARY

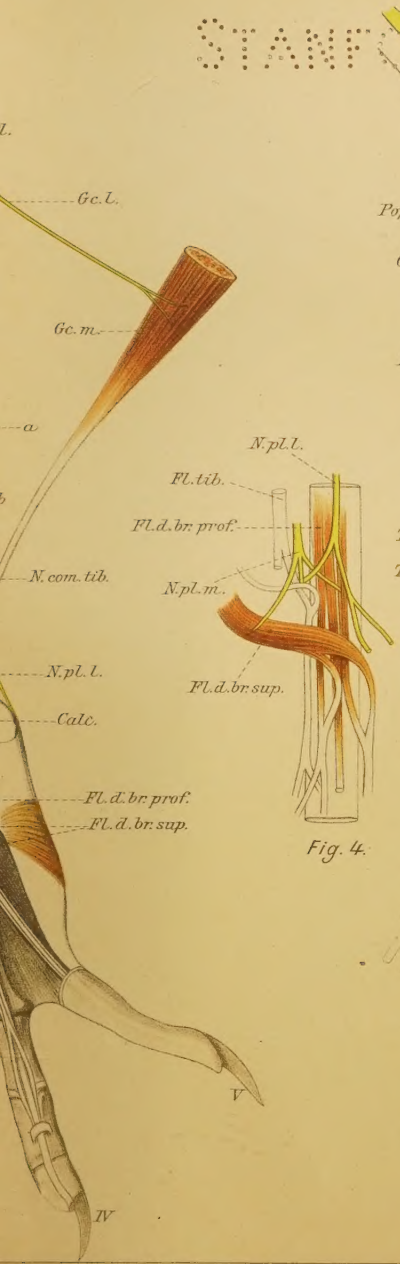


Fig. 4.

Fig 3.

n in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

STANFORD LIBRARY

ARCHIVE LIBRARY

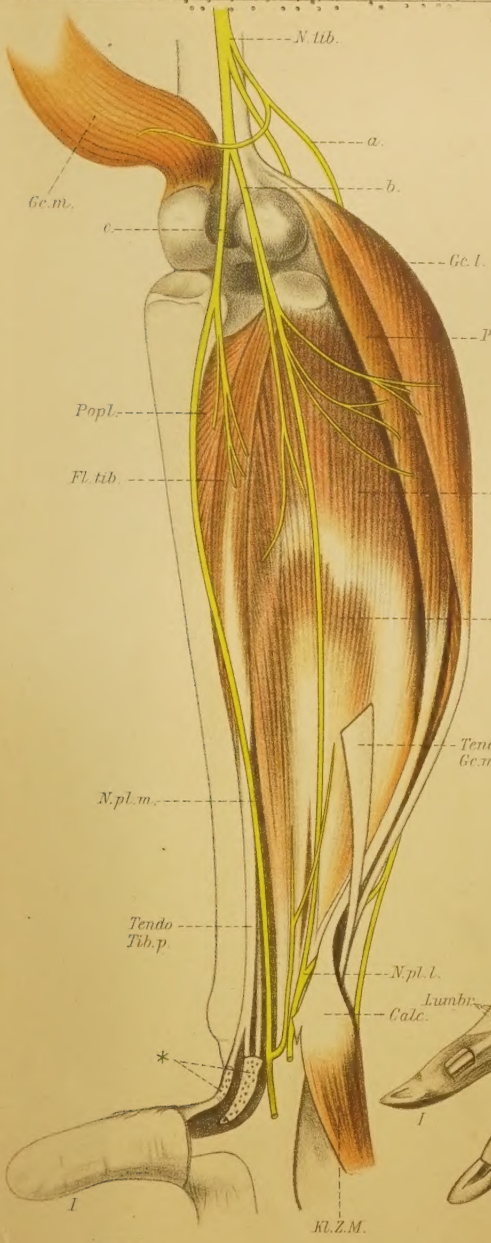


Fig. 5.

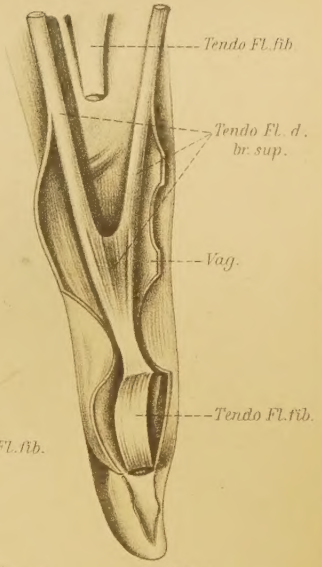


Fig. 7.

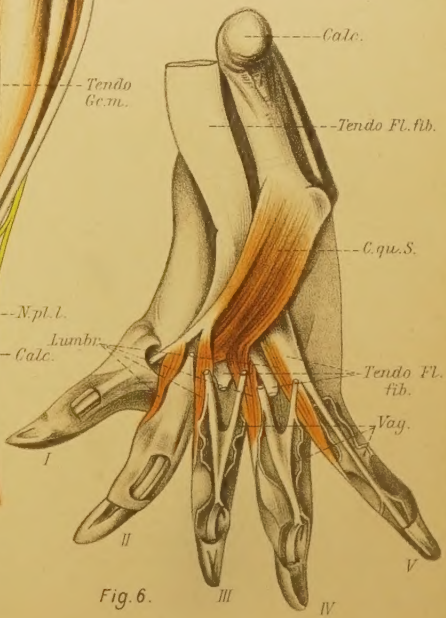


Fig. 6.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig